ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 79

5

МАЙ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1994

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), М. Ф. Данилова, Т. В. Егорова, С. Г. Жилин,
В. С. Ипатов, Л. И. Малышев, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, С. С. Харкевич, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*),
A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
I. Yu. Sumerina (*Secretary*), M. F. Danilova, T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
L. I. Malyshev, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, S. S. Kharkevich, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алматы), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон), Р. В. Камелин
(С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси),
К. М. Сытник (Киев), В. Н. Тихомиров (Москва), Х. Х. Трасс (Тарту),
Б. А. Юрцев (С.-Петербург)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andrejev (Moscow), I. O. Baytulin (Almaty), L. Yu. Budantzev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London), R. V. Kamelin
(St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), G. Sh. Nakhutzrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik
(Kiev), V. N. Tikhomirov (Moscow), H. H. Trass (Tartu), B. A. Yurtsev (St. Petersburg)

Ответственный редактор номера Ю. Л. Меницкий

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *А. Х. Салтанаева, Г. А. Самаковская* и *Г. И. Тимошенко*

Оригинал-макет изготовлен
в Издательском компьютерном
центре «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел. (812) 213-35-59

Компьютерная верстка *Н. В. Поповой*

Сдано в набор 03.03.94. Подписано к печати 21.09.94. Формат $70\times100^{1}/_{16}$.
Бумага офс. № 1. Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.35.
Усл. кр.-отт. 12.71. Уч.-изд. л. 14.10. Тираж 1335. Тип. зак. 325. С. 855.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

© Издательство «Наука»
Ботанический журнал, 1994 г.

УДК 561.475 : 551.782.2/.791 (571.56)

© 1994

О. Н. Арбузова

PICEA И *LARIX* (*PINACEAE*) В ПЛИОЦЕНОВЫХ И ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ФЛОРАХ РАЙОНА РЕКИ БЕРЕЛЕХ (БАССЕЙН РЕКИ КОЛЫМЫ)

O. N. ARBUZOVA. *PICEA* AND *LARIX* (*PINACEAE*) IN THE PLIOCENE AND PLEISTOCENE FLORAS OF THE BERELEKH RIVER REGION (KOLYMA RIVER BASIN)

Изучались новые коллекции ископаемых шишек сем. *Pinaceae* из плиоценовых и плейстоценовых отложений среднего течения р. Берелех (верховья р. Колымы), Магаданская обл. Выявлено 10 форм родов *Larix* и *Picea*, относящихся к 5 современным и 5 вымершим видам.

Палеокарпологическая изученность Северо-Востока России является далеко не полной. Сравнительно немногочисленные палеокарпологические данные по неогену этого района обобщены В. П. Никитиным (1979).

Кроме остатков семян и плодов, в рыхлых отложениях кайнозоя Северо-Востока России хорошо сохраняются многочисленные остатки шишек хвойных. Описанию и анализу таких находок посвящены работы В. Н. Сукачева (1910), А. Н. Криштофовича (1924), А. С. Пересветова (1947), А. П. Васьковского (1954а, б, 1955, 1960, 1961).

В лаборатории палеоботаники Ботанического института РАН начиная с 1960-х годов П. И. Дорофеевым регулярно проводились исследования по изучению шишек и других растительных остатков из третичных отложений Северо-Востока России. Результаты определений обобщены в его работах (Дорофеев, 1969, 1972), опубликованы в статьях С. Ф. Биске, Ю. П. Барановой, А. В. Шера (см.: Никитин, 1979).

Палеоботанически лучше охарактеризованными оказались олигоценовые, миоценовые и четвертичные отложения Северо-Востока, менее — плиоценовые.

Новые коллекции, собранные и присланные в БИН РАН В. И. Крутоусом (Производственное геологическое объединение «Севвостгеология», г. Магадан) в 1990 г., происходят из отложений левобережных террас среднего течения р. Берелех. В этом районе устанавливается до 9 уровней террас мощностью от 3—5 до 230 м. Относительно хорошо выражены в рельефе террасы первых 3 уровней до 100 м. Высокие террасы выражены фрагментарно.

Сравнительно давно изучаются ельгалинские слои 230-метровой террасы — одной из самых высоких террас среднего течения р. Берелех. Здесь Васьковским (1961) по остаткам шишек были установлены *Tsuga minuta* Vassk. (=*Larix minuta* (Vassk.) Dorof.), *Picea anadyrensis* Krysht., *P.* cf. *wollosowiczii* Sukacz., *P. bilibinii* Vassk., *P. asperata* Mast., *Pinus monticola* Dougl. Из аллювия 110- и 80-метровых террас известны *Picea anadyrensis* и *P. obovata* Ledeb. (Васьковский, 1954б), из отложений 110-метровой террасы р. Сусуман (левого притока р. Берелех) определены *P. canadensis* (Mill.) Britt., Sterns et Pogg. (=*P. glauca* (Moench) Voss) и *Larix* cf. *daurica* Turcz. ex Trautv. (*L. daurica* = =*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.) (Васьковский, 1955).

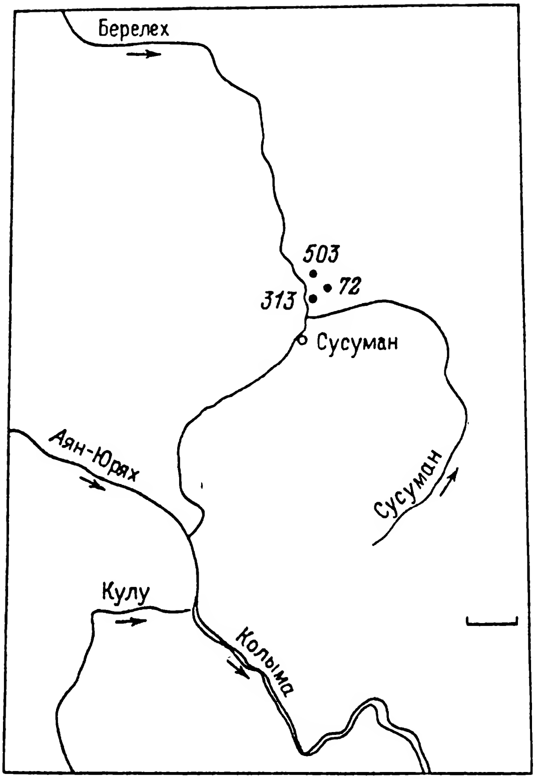


Схема расположения местонахождений ископаемых шишек.

Масштабная линейка — 10 км.

В. И. Крутоус и Б. В. Белая (1988), обобщившие имеющиеся в их распоряжении результаты палинологических, карпологических, диатомовых и палеомагнитных исследований по стратиграфии палеогеновых и неогеновых отложений верховьев р. Колымы и прилегающей части Улахан-Чистая, датируют ельгалинские слои концом миоцена—первой половиной плиоцена. К первой половине плиоцена эти авторы относят тальвеговый аллювий 140-метровой террасы р. Берелех, ко второй половине плиоцена — надтальвеговый аллювий 140-метровой террасы и аллювий 100-, 120- и 80—90-метровых террас р. Берелех. Отложения более низких террас отнесены ими к четвертичной системе.

Новые коллекции ископаемых шишек происходят из тальвегового аллювия 140-метровой террасы р. Берелех ниже ручья Беличан (точка наблюдения *72*), из слоя галечников 30—35-метровой террасы р. Берелех между ручьями Куранах и Сосед (точка наблюдения *313*) и из слоя торфяников 30—35-метровой террасы р. Берелех между ручьями Полуденный и Беличан (точка наблюдения *503*)[1] (см. рисунок).

В целом во всех трех коллекциях содержится 120 шишек родов *Picea* и *Larix*, представленных 10 видами (см. таблицу).

Для комплекса 140-метровой террасы р. Берелех характерны значительное участие темнохвойного элемента, представленного известными из верхнего миоцена *Picea wollosowiczii* и *P anadyrensis*, отсутствие архаичного миоценового вида *P. bilibinii*, наличие (не встречающихся в миоценовых флорах Северо-

---

[1] Сведения о стратиграфии террас среднего течения р. Берелех в вышеперечисленных точках наблюдений содержатся в нескольких работах (Крутоус, Белая, 1988; Крутоус, 1992; Крутоус и др., 1992).

Содержание рассматриваемых коллекций

№ п/п	Растения	Точки наблюдений		
		72	*313*	*503*
1	*Picea wollosowiczii* Sukacz.	3	—	—
2	*P. anadyrensis* Krysht.	3	*5*	
3	*P. obovata* Ledeb.	1	—	—
4	*Picea* sp.	19	—	—
5	*Larix omoloica* Dorof.	3	—	—
6	*L. sibirica* Ledeb.	1	—	—
7	*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.	28	—	—
8	*L. minuta* (Vassk.) Dorof.	—	1	31
9	*L. gmelinii* f. *pumila* Doctur. et Fler.	—	—	11
10	*L.* cf. *cajanderi* Mayr	—	—	14

Примечание. Цифрами отмечено количество шишек данного растения в коллекции.

Востока) современного вида *P. obovata* и современных видов лиственниц, произрастающих ныне в более западных и южных районах. Все эти особенности позволяют нам датировать данный комплекс плиоценом, очевидно, первой его половиной.

В коллекции из точек *313* и *503* входят единичные находки *Picea* и многочисленные остатки шишек *Larix*, принадлежащие 2 современным и 1 вымершему видам. Сокращение разнообразия темнохвойного элемента, возрастание участия лиственниц, произрастающих ныне в довольно суровых условиях, свидетельствуют о похолодании климата, что дает возможность отнести отложения, вмещающие шишки, к концу плиоцена—плейстоцену.

Согласно полученным нами данным, в целом подтверждаются выводы Крутоуса и Белой о возрасте террас среднего течения р. Берелех, что вполне укладывается в схему развития неогеновой флоры и растительности Северо-Востока России, предложенную Никитиным (1979). Согласно этой схеме, леса на Северо-Востоке становятся по преимуществу хвойными к концу миоцена. В раннем плиоцене здесь преобладали леса уже таежного типа. Середина и конец плиоцена — эпоха выработки флоры и растительности, вполне приближающихся к современным.

Одним из основных элементов позднетретичных хвойных лесов в верховьях р. Колымы и в прилегающих районах, судя по количеству и видовому разнообразию остатков, была ель.

В целом на территории Северо-Востока в позднетретичное время по шишкам установлено около 6 современных и 11 вымерших видов елей из 3 секций рода, однако полной уверенности в правильности определения всех ископаемых находок нет.

В берелехском комплексе наиболее архаичен вид *Picea wollosowiczii*. Он был описан Сукачевым (1910) из верхнемиоценовых отложений обнажения Кумах-Булгуньяк (в 30 км от устья р. Омолой). Позднее Дорофеев (1972) дополнил описание вида по новой коллекции шишек из одновозрастных отложений обнажения Тиммердех-Хайа (в 35 км от устья р. Омолой). Находки *P. wollosowiczii* в плиоценовых отложениях р. Берелех являются наиболее молодыми.

Вид *P. anadyrensis*, первоначально описанный Криштофовичем (1924) из верхнемиоценовых отложений р. Анадырь, известен из верхнемиоценовых, плиоценовых и плейстоценовых отложений побережья Пенжинской губы и верховьев рек Колымы и Индигирки. Ближайшим к *P. wollosowiczii* и *P. anadyrensis* современным видом является *P. obovata*. В берелехском комплексе все 3 вида зафиксированы одновременно. Сходные с берелехскими шишки имеются в плиоцене Японии (*P. koribai* Miki, 1957) и в плиоцене Канады (*P. banksii* Hills et Ogilvie, 1970).

По остаткам шишек *Larix* из неогеновых отложений Северо-Востока России описаны 2 вымерших вида — *Larix omoloica* Dorof. и *L. minuta* Dorof. Наиболее древние среднемиоценовые находки *L. omoloica* в отложениях Мамонтовой горы на р. Алдан (Дорофеев, 1969) сравнительно однородны, лишь одна шишка коллекции по своей форме, по форме и количеству семенных чешуй отличается от типичных, близких к современному североамериканскому виду *L. occidentalis* Nutt. Более молодые верхнемиоценовые находки *L. omoloica* в отложениях р. Омолой (Дорофеев, 1972) значительно разнообразнее. Среди них представлены как экземпляры, имеющие черты сходства с современным видом *L. sibirica*, так и экземпляры, сходные с современным *L. gmelinii*. В описываемой нами еще более молодой плиоценовой коллекции из отложений р. Берелех наряду с экземплярами, соответствующими по характерным признакам шишкам вида *L. omoloica*, представлены и шишки вполне современного облика, полностью отвечающие признакам шишек видов *L. sibirica* и *L. gmelinii*.

Сходными, по нашему мнению, с омолойскими являются шишки *L. palaeosibirica* Dorof. nom. nud. и *L. antiqua* Dorof. nom. nud., встреченные Дорофеевым в коллекциях из Верхне-Нерских впадин (верховья р. Индигирки) (Баранова, 1962). Находки шишек, близких к таковым *L. omoloica*, имеют довольно широкое географическое и геологическое распространение. Сходными с шишками *L. omoloica*, по мнению B. Le Page и J. Basinger (1989, 1991), являются шишки *Larix* sp., обнаруженные ими в эоцене о-ва Аксел-Хейберг (Арктическая Канада), шишки *Larix* sp. из миоцена и плиоцена о-ва Банкс (Арктическая Канада), *Larix* sp. из плейстоцена Аляски, *L. schmidtiana* Akhmet. и *Larix* sp. из миоцена р. Ботчи на Сихотэ-Алине.

L. minuta — более молодой вид, известный из плиоценовых отложений побережья Пенжинской губы, верховьев рек Индигирки и Юкона (территория Канады).

Особенности находок *Larix* на Дальнем Востоке России, на севере Канады и Аляски свидетельствуют о менее резких по сравнению с современными различиях вымерших видов лиственниц, произраставших на этих территориях в третичное время.

Далее приведены описания установленных видов берелехской коллекции.

Picea wollosowiczii
(табл. I, *12—19*; II, *8, 9*)

P. wollosowiczii Sukacz. 1910, Тр. Геол. музея Акад. наук, 4 : 58, табл. 8, *3—6*; Дорофеев, 1972, в: История фл. и раст. Евразии: 68, табл. II, *5—10*.

Шишки 6.5 × 2.0 см, цилиндрические, верхушка и основание сужены и закруглены, чешуи прилегают плотно. Семенные чешуи 16—17 × 13—14 мм, довольно тонкие, ромбические или обратнояйцевидные. Кроющие чешуи 6.9—7.5 × 1.2—1.5 мм, продолговатые, иногда, особенно в средней и верхней частях шишки, с небольшим зубчиком. Семена 2 мм, с крылом — 12—13 мм.

Вид *P. wollosowiczii* был установлен В. Н. Сукачевым в миоценовых отложениях бассейна р. Омолой. Экземпляры нашей коллекции сходны с типовыми, но значительно мельче. В коллекции, описанной Сукачевым, шишек мельче 9.9 см нет. Близкие по размерам шишки приводит Дорофеев (1972) из одновозрастных отложений того же района. Наиболее сохранившиеся экземпляры его коллекции имеют длину от 6.6 до 9.6 см. Сукачев сближал *P. wollosowiczii* с современным североамериканским видом *P. breweriana* и отмечал сходство вымершего вида с современным сибирским *P. obovata*. Дорофеев (1972 : 68), располагая более мелкими экземплярами *P. wollosowiczii*, указывал, что «*P. obovata* вполне может рассматриваться как современный аналог ископаемого вида». Этот вывод подтверждается и находками еще более мелких шишек *P. wollosowiczii* в плиоценовых отложениях р. Берелех.

Материал: 3 шишки из колл. 565, обр. 1—3 (БИН РАН).

Местонахождения: миоцен, р. Омолой (Вост. Сибирь); нижн. плиоцен, куранах-беличанские слои, р. Берелех (Дальн. Восток).

Picea anadyrensis
(табл. I, *23—27*; II, *10, 11*)

P. anadyrensis Krysht. 1924, Матер. по геол. и полезн. ископ. Дальн. Востока, 32 : 2, рис. 1, 2; Васьковский, 1954, Матер. по геол. Северо-Востока СССР, 8 : 87, 88, табл. II, *21, 22*; III, *25—28*; ejusd. 1955, Матер. по геол. Северо-Востока СССР, 9 : 101, табл. I, *8*; II, *1*.

Шишки 6.0—7.5 × 2.5—3.0 см, яйцевидные. Семенные чешуи 14.5—17.0 × × 15.0 мм, их узкоклиновидное основание резко расширяется к округлой верхней части, максимальная ширина приходится на середину чешуи, верхний край полого закруглен. Кроющие чешуи 5.0—5.2 × 3.5—4.0 мм, овальные, в верхней части по краям мелкозубчатые. Семена 3 мм, с крылом — 11—12 мм.

Тип вида происходит из третичных отложений р. Анадырь. Наиболее полное описание шишек и семян этого вида дано в работах Васьковского (1954б, 1955). Автор вида сравнивал его с современными, произрастающими на северо-западе Северной Америки видами *P. breweriana* и *P. glauca*. Более мелкие по сравнению с типичными шишки этого вида, обнаруженные в берелехской коллекции, имеют, по нашему мнению, сходство и с шишками современной сибирской ели *P. obovata*. Васьковский (1954б) указывал на возможность гибридного скрещивания *P. anadyrensis* и *P. obovata*, так как находил шишки с признаками обоих видов.

Материал: 3 шишки из колл. 565, обр. 4—6 (БИН РАН); 5 шишек из колл. 566, обр. 1—5 (БИН РАН).

Местонахождения: ? миоцен, р. Анадырь (Дальн. Восток); нижн. плиоцен, куранах-беличанские слои, плейстоцен, кубалахский горизонт, р. Берелех (Дальн. Восток).

Picea obovata Ledeb.
(табл. I, *20—22*)

Обломок шишки 4.0—2.5 см. Семенные чешуи 15.0—12.0 мм, треугольные, с цельным верхним краем. Кроющие чешуи 5.0—2.0 мм, яйцевидно-ромбические. Семена не сохранились.

Несмотря на неполную сохранность шишки, совокупность указанных признаков дает возможность отнести эту шишку к современному виду *P. obovata*, распространенному в настоящее время на северо-востоке европейской части России, в Сибири и на Дальнем Востоке.

Материал: 1 обломок шишки из колл. 565, обр. 7 (БИН РАН).

Местонахождение: нижн. плиоцен, куранах-беличанские слои, р. Берелех (Дальн. Восток).

Picea sp.
(табл. I, *1—11*; II, *12, 13*)

Шишки 6.0—8.0 × 2.5—4.0 см, яйцевидные или овальные. Семенные чешуи 14—17 × 12—16 мм, обратнояйцевидные или овальные, верхний край их закруглен. Кроющие чешуи 3.0—7.0 × 1.9—3.5 мм, в очертании от овальных до неправильно ромбических, с зубчатыми краями и с наиболее крупным верхушечным зубцом. Семена 2.5—4.0 мм, с крылом — 9.0—15.0 мм.

Шишки довольно разнообразные, в них сложно комбинируются признаки *P. wollosowiczii* и *P. anadyrensis*, многие из этих шишек, вероятно, относятся к видам гибридного происхождения. Близкие к описываемым шишки имеются в коллекции *P. banksii* Hills et Ogilvie из плиоцена о-ва Банкс (Арктическая Канада). Последний сближается авторами с современным североамериканским видом *P. glauca* (Hills, Ogilvie, 1970).

Материал: 19 шишек из колл. 565, обр. 8—26 (БИН РАН).

Местонахождение: нижн. плиоцен, куранах-беличанские слои, р. Берелех (Дальн. Восток).

Larix minuta (Vassk.) Dorof. comb. nov.

(табл. II, *1—5*; III, *1—25*)

Tsuga minuta Vassk. 1956, Матер. по геол. и полезн. ископ. Северо-Востока СССР, 10 : 164, табл. 2, *16—19*. — *Larix minuta* (Vassk.) Dorof., sine basionimo in Баранова, 1962, Докл. АН СССР. 146, 1 : 162.

Первоописание данного вида было дано слишком кратко. П. И. Дорофеев, уточнивший родовую принадлежность рассматриваемого вида на основании больших коллекций из Джелканской впадины (Верхне-Нерская зона впадин), собранных Ю. П. Барановой в 1960 г., дал развернутую характеристику вида, которая не была опубликована, но сохранилась в его рукописных материалах, находящихся в БИН РАН. Мы приводим ее далее.

> «Шишки (табл. III, *9, 10*) 10.5—22.0 × 9.0—14.0 мм, яйцевидные или овальные, иногда вытянутые, иногда почти шаровидные, на коротких и толстых, сильно или слабо загнутых черешках. На удаленных от шишки концах черешков имеются многочисленные чешуи, расположенные плотными кольцами, чередующимися с кольцевыми рядами листовых рубцов. На ближайших к шишке участках чешуи крупные, продолговатые. У многих шишек черешки полностью или частично обломаны. Шишки раскрываются слабо, чешуи отходят от оси шишки под углом не более 45°, иногда сомкнутые или только сплюснутые, в большинстве вполне зрелые (высыпавшие семена). Число чешуй всегда более 20, они располагаются в 5—8 косых рядах. Семенные чешуи мелкие, в контуре почти округлые или широкояйцевидные, в основании выемчатые и в этом случае почти почковидные. Внутренняя их сторона вогнута, иногда сильно, почти ложковидно, внешняя сторона выпукла. У некоторых шишек чешуи почти прямые. Основание семенных чешуй уплощено и суженный в узкий черешок их конец загнут внутрь и входит в ось шишки. Верхний конец чешуй тонкий, островатый, полого закруглен, ровный или слегка волнистый, местами выгрызенный, иногда слабо выемчатый, у большинства экземпляров слегка загнут внутрь. Поверхность семенных чешуй вееровидно бороздчатая, коричневого или серо-коричневого цвета; редкие, рыжеватого цвета волоски имеются только на осях шишек или на черешках чешуй, поверхность самих чешуй голая. Кроющие чешуи тонкие, вееровидные, с треугольным заострением на верхушке, радиально бороздчатые, по длине почти равны или главным образом короче семенных чешуй, достигая лишь до половины или иногда до трети их высоты.
>
> Описываемые шишки, как и шишка из Верхне-Нерской же впадины, описанная под названием *Tsuga minuta* Vassk. (Васьковский, 1956), относятся к роду *Larix*, потому что они сидят на толстых укороченных побегах, свойственных роду *Larix* и имеющихся, но другой формы, у рода *Pseudolarix*. У рода *Tsuga* укороченных побегов нет. У *Tsuga* шишки более продолговатые, с меньшим числом чешуй, которые на шишке располагаются реже и потому более открыты. Сами чешуи у большинства видов этого рода тоньше, чем у видов рода *Larix*, а кроющие чешуи у видов *Tsuga* намного короче и у вполне зрелых шишек часто вообще не сохраняются.

> Описываемые шишки из разных коллекций довольно разнообразны, но общими чертами для всех являются: небольшая величина, большое число чешуй, слабая их отогнутость от оси шишки, общая ложковидно наружу выпуклая форма, загнутость верхнего края чешуй внутрь, верхушка плавно закруглена, горизонтально срезана или выемчатая (последнее совсем не свойственно всегда округлым чешуям рода *Tsuga*), отсутствие волосков на внешней поверхности чешуй, кроющие чешуи длинные, но короче семенных. По-видимому, это модификации одного вида, возможно, и гибридные формы».

Голотип: шишка, плиоцен, Верхне-Нерская впадина (Магаданская обл.); Васьковский, 1956, l. c.: 164, табл. 2, *16* (sub nom. *Tsuga minuta* Vassk.).

Описываемые ископаемые шишки сходны с современными нескольких дальневосточных видов: *L. olgensis* A. Henry, *L.* × *maritima* Sukacz. (*L. gmelinii* × × *L. kamtschatica* (Rupr.) Carr.), *L.* × *lubarskii* Sukacz. (*L. gmelinii* × × *L. kamtschatica* × *L. olgensis*), *L. komarovii* Kolesn. (=*L.* × *lubarskii* и *L. olgensis*), *L. middendorffii* Kolesn. (=*L. kamtschatica* и *L.* × *maritima*).

> Далее П. И. Дорофеев указывает: «Современные шишки *L. olgensis* сходны с продолговатыми и более крупными экземплярами ископаемых, но они крупнее и внешняя сторона их чешуй имеет опушение, ископаемые чешуи голые. Современные шишки *L. maritima* очень сходны с ископаемыми по общей форме, но крупнее, сильнее раскрываются, кроющие чешуи их короче, чем у описываемых, а семенные чешуи более прямые, а не ложковидные, иногда в верхней половине сужены, приближаясь к форме чешуй шишек *L. daurica*, верхушка их чаще бывает выемчатой.
>
> Шишки *L. lubarskii* еще крупнее, семенные чешуи их многочисленные, но еще более сильно сужены в верхней половине, на верхушке выемчатые и еще ближе по форме к *L. daurica*. Кроющие чешуи этого вида короче и, по В. Н. Сукачеву (1931), заметны лишь в нижней половине шишки, достигая лишь половины длины семенных чешуй.
>
> Шишки *L. middendorffii* крупнее, сильнее раскрываются, семенные чешуи их более узки и к вершине сужены.
>
> Наиболее близки к ископаемым современные шишки *L. komarovii*. Шишки этого вида разнообразны, но среди них имеются вполне сходные с ископаемыми».

Шишки *L. minuta* из берелехских коллекций, описываемых в этой статье, имеют размеры 15—28 × 10—15 мм. Число чешуй 30—45, они расположены в 6—8 косых рядах. Семенные чешуи 6—8 × 5—6 мм, от округлых до широкообратнояйцевидных, ложковидные, толстые. Кроющие чешуи в нижней части шишек превышают семенные, в средней лишь на 1/4, 1/5 короче семенных, ромбические, яйцевидные, продолговато-яйцевидные или продолговатые, на верхушке с небольшим заострением, по краям мелкозубчатые. Семена 2.2—3.0 × 1.1—1.6 мм, с крылом – 4.0—6.4 × 1.4—3.0 мм, овальные или косоовальные, с суженными концами. Крыло продолговатое или слегка расширенное в основании, с заостренной или закругленной верхушкой.

Бóльшая часть шишек описываемой коллекции (табл. III, *7, 8*) сходна с материалом, исследованным П. И. Дорофеевым. Однако в берелехской коллекции встречаются более крупные экземпляры с обратнояйцевидными чешуями (табл. III, *2, 11*), каких нет в коллекциях из Верхне-Нерских впадин. Отличаются от типичных *L. minuta* и имеющиеся в описываемой коллекции продолговато-яйцевидные шишки с многочисленными плотно расположенными чешуями и своеобразными семенами (табл. III, *1, 12*). Шишки такой формы, но более крупные, рыхлые, с меньшим количеством семенных чешуй встречаются в коллекции *L. omoloica* из верхнемиоценовых отложений обнажения Тиммердех-Хайа (Дорофеев, 1972: табл. I, *5, 15*). Подобные шишки близки к таковым современного вида *L. sibirica*.

Материал: 1 шишка из колл. 566, обр. 6 (БИН РАН); 31 шишка из колл. 567, обр. 1—31 (БИН РАН).

Местонахождения: плиоцен, р. Индигирка (Дальн. Восток); плейстоцен, кубалахский горизонт, р. Берелех (Дальн. Восток).

Larix omoloica
(табл. II, *6, 7*; III, *35—46*)

L. omoloica Dorof. 1972, в: История фл. и раст. Евразии: 62, табл. I, *1—23*; ejusd. 1969, Миоцен. фл. Мамонтовой горы: 42, табл. III, *7—9*, designat. typi omissa.

Шишки 20—24 × 19—22 мм, шаровидные или широкояйцевидные. Число чешуй 30—35, они расположены в 4—6 рядах. Семенные чешуи 10—12 × × 12—13 мм, сферические, ширина больше длины, слегка ложковидные, тонкие, по краям мелкозубчатые, верхушка полого закруглена. Кроющие чешуи на 1/4 короче семенных, продолговатые, верхушка усечена, с хорошо заметным заострением. Семена 3.0—3.2 × 1.9—2.5 мм, с крылом — 7.2—7.4 × × 3.0—3.4 мм, обратнояйцевидные или треугольные. Края крыльев параллельные, верхушка закруглена.

Описываемые шишки вполне сходны с экземплярами, являющимися, по указанию Дорофеева (1972: табл. I, *19*), характерными для вида *L. omoloica*. От шишек современного вида *L. sibirica* описываемые шишки отличаются шаровидной формой, сферическими семенными и более длинными кроющими чешуями. По своей форме и форме семян ископаемые шишки близки к таковым современного вида *L. leptolepis* (Siebold et Zucc.) Gord., но для семенных чешуй последнего характерен отогнутый наружу верхний край и несвойственно превышение ширины семенных чешуй над их длиной. Подобные семенные и кроющие чешуи имеют шишки дальневосточного вида *L. olgensis*, но для последних характерны иная форма и более мелкие размеры, более короткие по сравнению с семенными кроющие чешуи и иная форма крыла семени.

Материал: 3 шишки из колл. 565, обр. 27—29 (БИН РАН).

Местонахождения: ср. миоцен, Мамонтова гора (Вост. Сибирь); верхн. миоцен, р. Омолой (Вост. Сибирь); нижн. плиоцен, куранах-беличанские слои, р. Берелех (Дальн. Восток).

Larix sibirica Ledeb.
(табл. III, *26—29*)

Шишка 31 × 22 мм, эллипсоидальная. Число чешуй 25, они расположены в 5 косых рядах. Семенные чешуи 12—13 × 13—14 мм, широкояйцевидные, в нижней части ложковидные, толстые, в верхней прямые, более тонкие, верхушка слегка сужена, закруглена или усечена. В нижней части наружной стороны семенных чешуй, главным образом под кроющими чешуями, имеются рыжеватые волоски, образующие сравнительно густое опушение. Кроющие чешуи тонкие, яйцевидные, едва выступают за край нижерасположенных семенных чешуй, верхушки обломаны. Семена 2.4—2.6 × 1.5 мм, с крылом — 5.0—5.5 × 2.9 мм, кособратнояйцевидные. Крыло к верхушке слегка расширено и косо закруглено.

Современный вид *L. sibirica* распространен на обширной территории, преобладает в лесах Северного Урала и Западной Сибири.

Материал: 1 шишка из колл. 565, обр. 30 (БИН РАН).

Местонахождение: нижн. плиоцен, куранах-беличанские слои, р. Берелех (Дальн. Восток).

Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.
(табл. III, *30—34*)

Шишки 17—27 × 13—22 мм, овальные. Число чешуй 15—20, они расположены в 3—4 рядах. Семенные чешуи 10—13 × 8—10 мм, яйцевидные, толстые, в нижней части ложковидные; в верхней прямые или слегка отогнутые, верхушка закруглена или усечена. Наружная поверхность чешуй продольно-бороздчатая. В нижней части под кроющими чешуями имеются редкие коричневые волоски. Кроющие чешуи яйцевидные, с заостренной верхушкой, достигают половины длины семенных чешуй и почти не выступают за край нижерасположенных чешуй. Семена 3.5—3.8 × 2.0—2.5 мм, с крылом — 9.0 × 3.5—4.5 мм, кособратнояйцевидные. Крыло асимметричное: внутренний край почти прямой, внешний сильно выпуклый. Верхушка крыла сужена, основание расширено.

Современный вид *L. gmelinii* распространен в Восточной Сибири.

Материал: 28 шишек из колл. 565, обр. 31—58 (БИН РАН).

Местонахождение: нижн. плиоцен, куранах-беличанские слои, р. Берелех (Дальн. Восток).

Lerix gmelinii f. *pumila* Doctur. et Fler.
(табл. III, *54, 55*)

Шишки мелкие, 12—14 × 11—13 мм, от шаровидных до широкояйцевидных. Семенные чешуи 5—7 × 6 мм, широкояйцевидные или ромбические; верхушка полого закруглена, бахромчатая. Кроющие чешуи 4—5 × 2—3 мм, яйцевидные, по краю волнистые, верхушки их обломаны.

Современная форма *L. gmelinii* f. *pumila* — приземистый кустарник, встречающийся в Амурской области на высоте 1000 м над ур. м.

Материал: 11 шишек из колл. 567, обр. 32—42 (БИН РАН).

Местонахождение: плейстоцен, кубалахский горизонт, р. Берелех (Дальн. Восток).

Larix cf. *cajanderi* Mayr
(табл. III, *47—53*)

Шишки 10—18 × 15—18 мм, от широкоовальных до сплюснуто-шаровидных. Число чешуй 20—27, они расположены в 3—5 рядах. Семенные чешуи 7—8 × 7.6 мм, ромбические или яйцевидные, прямые или с несколько отклоняющимися верхними половинами, иногда со слегка отогнутыми верхними краями. Верхушка закруглена, с небольшой выемкой. Кроющие чешуи на 1/4 короче семенных, ланцетные, с вытянутой заостренной верхушкой, по краям волнистые. Семена 2.5—3.0 × 1.2—1.7 мм, с крылом — 5.2—7.2 × 1.6—2.5 мм, кособратнояйцевидные. Крыло резко асимметричное: внутренний край прямой или чуть вогнутый, внешний сильно выпуклый.

Наиболее близки к описываемым шишки современного вида *L. cajanderi*. Однако у последних угол отклонения семенных чешуй от оси шишки достигает 70—90°, у большинства экземпляров нашей коллекции он составляет 40—50° и лишь у 2 — 60°, что скорее всего свойственно шишкам современного вида *L. gmelinii*. Кроме того, кроющие чешуи *L. cajanderi* наполовину короче семенных. Длинные кроющие чешуи и менее раскрывающиеся шишки характерны для другого дальневосточного вида — *L. kamtschatica*. Однако шишки последнего, как правило, имеют меньшее количество семенных чешуй, верхний конец которых значительно отогнут книзу.

Ареал современного вида *L. cajanderi* простирается от низовьев р. Лены и Верхоянского хр. на западе до Колымского хр. и бассейна р. Анадырь на востоке.

Материал: 14 шишек из колл. 567, обр. 43—56 (БИН РАН).

Местонахождение: плейстоцен, кубалахский горизонт, р. Берелех (Дальн. Восток).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова Ю. П. Новые данные о возрасте отложений Верхне-Нерских впадин в бассейне р. Индигирки // ДАН СССР. 1962. Т. 146. Вып. 1. С. 161—163.

Васьковский А. П. О растительности эпохи формирования древней россыпи, лежащей на водоразделе ручьев Базовского и Левого Промежуточного, и о ее возрасте // Матер. по геол. Северо-Востока СССР. 1954а. № 8. С. 75—81.

Васьковский А. П. Остатки хвойных четвертичного возраста на Северо-Востоке СССР // Там же. 1954б. С. 82—95.

Васьковский А. П. Некоторые даные о плейстоценовой флоре Крайнего Северо-Востока СССР // Матер. по геол. Северо-Востока СССР. 1955. № 9. С. 98—108.

Васьковский А. П. Новые сборы ископаемых экзотических хвойных на восточном берегу Пенжинской губы и некоторые геологические выводы, связанные с ними // Матер. по геол. и полезн. ископ. Северо-Востока СССР. 1960. № 14. С. 99—105.

Васьковский А. П. Ископаемая флора Ельгалинской террасы р. Берелех // Колыма. 1961. № 4. С. 39—41.

Дорофеев П. И. Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. Л., 1969. 125 с.

Дорофеев П. И. Третичные флоры бассейна р. Омолой // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 41—112.

Криштофович А. Н. Ископаемая ель из Анадырского края // Матер. по геол. и полезн. ископ. Дальнего Востока. 1924. № 32. С. 1—7.

Крутоус В. И. Радиоуглеродные датировки позднеплейстоценовых-голоценовых отложений верховьев р. Колымы и положение границы неогена и четвертичной системы // Колыма. 1992. № 7. С. 9—13.

Крутоус В. И., Белая Б. В. Палеоген и неоген бассейна р. Берелех и прилегающей части Улахан-Чистая (горная система Черского) // Континентальный палеоген и неоген Северо-Востока СССР. Магадан, 1988. Вып. 1. С. 38—48.

Крутоус В. И., Никитин В. П., Арбузова О. Н., Белая Б. В. Неоген верховьев рек Колымы и Неры // Колыма. 1992. № 12. С. 16—20.

Никитин В. П. Неогеновые флоры Северо-Востока СССР (по материалам палеокарпологических исследований) // Континентальные третичные толщи Северо-Востока Азии. Новосибирск, 1979. С. 130—149.

Пересветов А. С. Ископаемая ель *Picea indigirensis* sp. n. на севере Якутии // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода. 1947. № 10. С. 17—19.

Сукачев В. Н. Некоторые данные к доледниковой флоре севера Сибири // Тр. Геол. музея. 1910. Т. 4. Вып. 4. С. 55—62.

Сукачев В. Н. О двух новых ценных для лесного хозяйства древесных породах // Тр. по лесному опытному делу и лесной промышленности. 1931. Вып. 10. С. 3—12.

Hills L. V., Ogilvie R. T. Picea banksii n. sp. Beaufort formation (Tertiary), northwestern Banks Island, Arctic Canada // Can. J. Bot. 1970. Vol. 48. N 3. P. 457—464.

Le Page B. A., Basinger J. F. Early Tertiary *Larix* from the Canadian High Arctic // Musk-Ox. 1989. Vol. 37. P. 103—109.

Le Page B. A., Basinger J. F. Early Tertiary *Larix* from the Buchanan Lake formation, Canadian Arctic Archipelago, and a consideration of the phytogeography of the genus // Geol. Surv. of Canada. 1991. Bull. 403. P. 67—82.

Miki S. Pinaceae of Japan, with special reference to its remains // J. Inst. Polytechn. 1957. Ser. D. N 8. P. 221—272.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 XI 1993

SUMMARY

New collections of fossil cones of *Pinaceae* from Pliocene and Pleistocene deposits of middle current of the Berelekh river (headwaters of the Kolyma river, Magadan region) were studied. Ten forms of *Larix* and *Picea* belonging to five extant and five extinct species were identified.

УДК 581.3:582.751.74
© 1994

О. П. Камелина

ЭМБРИОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *TETRADICLIS* (*TETRADICLIDACEAE*)

O. P. KAMELINA. EMBRYOLOGY AND SYSTEMATIC POSITION OF *TETRADICLIS* (*TETRADICLIDACEAE*)

Приведено описание всех эмбриологических процессов; выявлены особенности развития тапетума и дополнительные признаки, подтверждающие диморфизм зрелых семян. На основании сравнительно-эмбриологического анализа признаков рода *Tetradiclis* и представителей семейств, в состав которых он включался, подтверждена целесообразность выделения этого рода в отдельное семейство. Высказано предположение о возможности выделения сем. *Tetradiclidaceae* в отдельный порядок *Tetradiclidales*.

Род *Tetradiclis* Stev. привлекал внимание многих исследователей, отмечавших его уникальные морфологические особенности, которые, очевидно, и являются причиной разных суждений о систематическом положении и родственных связях рода. Его включали в состав многих семейств, в том числе в *Crassulaceae* и *Elatinaceae*. Но чаще всего в системах цветковых можно проследить две тенденции положения рода *Tetradiclis*: его включают в сем. *Rutaceae* (Endlicher, 1836—1840; Fenzl, 1841; Hallier, 1912; Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 1980) или в сем. *Zygophyllaceae*, где он образует монотипное подсем. *Tetradiclioideae* (Engler, 1896; Dahlgren, 1980; Thorne, 1983; Cronquist, 1988). В отечественных «флорах» и «определителях растений» род *Tetradiclis* также рассматривается в составе сем. *Zygophyllaceae* (Бобров, 1949; Кинзикаева, 1981; Никитин, Гельдыханов, 1988).

В последних вариантах системы цветковых А. Л. Тахтаджян роду *Tetradiclis* придал статус отдельного семейства и включил его в порядок *Rutales* (Takhtajan, 1986; Тахтаджян, 1987).

Поэтому ранг таксона и положение в системе рода *Tetradiclis* до сих пор нельзя считать окончательно установленными. В решении этих вопросов могут помочь эмбриологические признаки, имеющие важное значение для филогенетической систематики цветковых.

Предварительный сравнительно-эмбриологический анализ этих признаков был сделан ранее по данным впервые проведенного эмбриологического исследования *Tetradiclis tenella* (Камелина, 1991а, б).

Настоящая работа посвящена более полному и иллюстрированному описанию эмбриологии рода *Tetradiclis* и обсуждению его систематического положения по эмбриологическим признакам.

Материал и методика

Tetradiclis tenella (Ehrenb.) Litv. — тетрадиклис тоненький — маленькое однолетнее растение с нитевидным корнем и стеблем 5—15 см, с мясистыми линейными, цельными или неправильно рассеченными сидячими листьями с пленчатыми прилистниками; нижние листья супротивные, верхние очередные. Цветки мелкие, невзрачные, расположены на концах ветвей в кистевидном соцветии. Венчик 4-членный, чашелистики пленчатые, зубчатые, при основании сросшиеся, остающиеся; лепестки 0.8—1 мм дл., желтоватые или белые, опадающие. Тычинок, супротивных чашелистикам, 4. Пыльники округлые, базально прикрепленные к длинной тычиночной нити, интрорзные. Плод — приплюснутая 4-лопастная коробочка, лопасти которой раскрываются по срединным швам. Растет на влажных засоленных почвах на высоте 400—500 м над ур. м. и чаще приурочен к группировкам солянок или гребенщиков. Материал собран мною в заповеднике «Тигровая балка» (Таджикистан) в 1986 г. и Т. Г. Гореловой — в Бадхызском заповеднике (Туркменистан) у оз. Ероюландус в 1990 и 1991 гг. в условиях естественного произрастания этого вида.

Бутоны различной величины, цветки, завязи и плоды фиксировали в смеси FAA. Обрабатывали материал по общепринятой методике. Микротомные срезы делали толщиной 8—12 мкм. Окрашивали постоянные препараты тройной окраской (по: Камелина и др., 1992). Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4 и микроскопа Ergaval.

Результаты исследования

Пыльник, пыльцевое зерно. В цветке 4 пыльника. Пыльники с 4 равными гнездами, двухтековые, с очень тонкой (в 1—2 слоя клеток) перегородкой в теках между гнездами, которая рано разрушается, так что к созреванию пыльника от перегородки остается лишь часть сжатых оболочек, примыкающая к связнику (рис. 1, *2, 7, 10, 12*). Связник немассивный, к моменту вскрытия пыльника он также разрушается (рис. 1, *12*). Проводящий пучок из тычиночной нити доходит по связнику лишь до половины длины пыльника. Вскрывается пыльник продольно, стенки гнезд в теках не разворачиваются (рис. 1, *12*).

Стенка гнезда пыльника формируется центробежно по типу двудольных (Davis, 1966). В каждом меристематическом бугорке в субэпидерме закладывается по одной археспориальной клетке, деление которой проходит периклинально с образованием первичной париетальной и спорогенной клеток. Делясь антиклинально, они формируют соответственно первичный париетальный и спорогенный слои. В результате периклинального деления клеток первичного париетального слоя формируются вторичный париетальный слой и тапетум. Периклинальное деление вторичного париетального слоя приводит к образованию эндотеция и среднего слоя. Таким образом, сформированная стенка гнезда пыльника состоит из эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума, причем, как видно из описания, эндотеций и средний слой общего происхождения (рис. 1, *1*).

Тапетум двойственного происхождения, но морфологически однородный. Клетки его, 1-ядерные на ранних стадиях, становятся 2-ядерными с очень плотной цитоплазмой и заметно увеличиваются (рис. 1, *5*). В начале постмейотического периода развития пыльника оболочки клеток тапетума растворяются и цитоплазма смешивается в пристенном слое, образуя многоядерный протопласт (рис. 1, *6*), подобный окаймляющему симпласту, описанному в сем. *Berberidaceae* (Budell, 1964). Но на стадии поздней вакуолизированной микроспоры цитоплазма тапетума заполняет всю полость гнезда и образуется синцитий (= ложный периплазмодий) (в соответствии с терминологией, предложенной ранее, Камелина, 1991а). Развитие пыльцевых зерен происходит в непосредственном контакте с плазмалеммой окружающего их протопласта

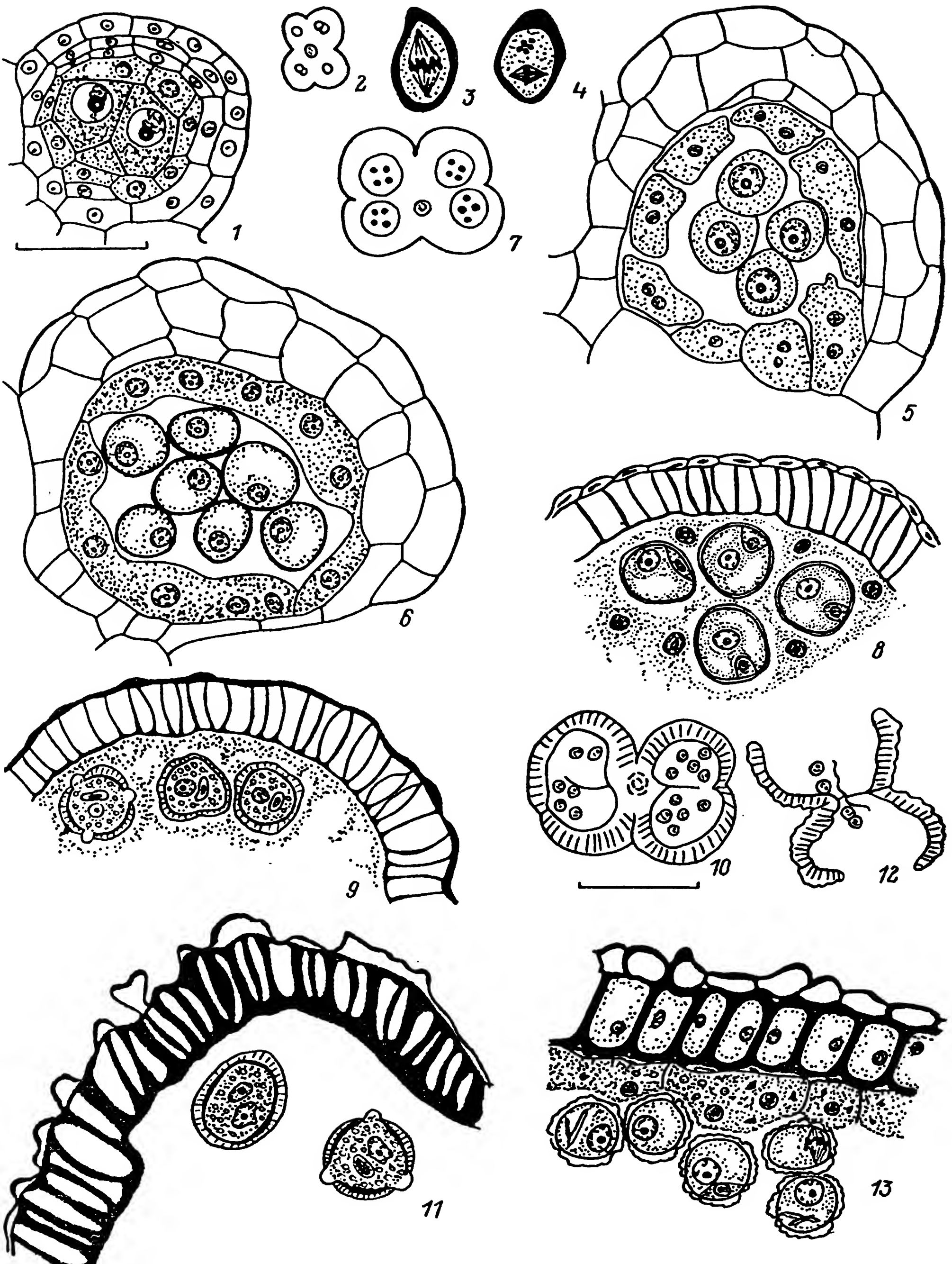


Рис. 1. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Tetradiclis tenella*.

1, 2 — сформированное гнездо с микроспороцитами в профазе мейоза и схема пыльника на этой стадии; *3, 4* — мейоз в микроспороцитах; *5* — гнездо пыльника в начале постмейотического периода, растворение оболочек клеток тапетума; *6* — гнездо пыльника и его схема (*7*) с вакуолизированными микроспорами; реорганизация тапетума — стадия окаймляющего симпласта; *8* — фрагмент пыльника с 2-клеточными пыльцевыми зернами (генеративная клетка у стенки) и синцитием; *9* — фрагмент пыльника с 2-клеточными пыльцевыми зернами, окруженными остатками цитоплазмы синцития; *10* — схема этого пыльника; *11* — фрагмент зрелого вскрывшегося пыльника и его схема (*12*); *13* — фрагмент пыльника на стадии вакуолизированных микроспор и образования генеративной клетки в пыльцевом зерне; тапетум клеточный, в пристенном положении (*1—12* — по материалу, собранному в Таджикистане; *13* — по материалу из Туркменистана). Масштабная линейка: *1, 3—6, 8, 9, 11, 13* — 0.02; *2, 7, 10, 12* — 0.1 мм.

синцития, лизис которого происходит постепенно (рис. 1, *8, 9*). В зрелом пыльнике следов тапетума не наблюдается (рис. 1, *11*). Таким образом, реорганизация клеточного тапетума у исследуемого вида проходит с двумя стадиями развития — промежуточной стадией окаймляющего симпласта и стадией синцития. Однако развитие тапетума с реорганизацией отмечено только в образцах, собранных в Тигровой балке (Таджикистан). В материале из Бадхыза (Туркменистан) развитие тапетума соответствует клеточному типу, без реорганизации. Тапетум в течение всего периода развития занимает пристенное положение и сохраняет клеточную структуру. Первичные оболочки после мейоза замещаются тонкими вторичными, но только радиальные и наружная тангенциальная. Поэтому, вероятно, можно говорить о наличии тенденции к реорганизации тапетума у этих образцов, которая выражается в отсутствии внутренней, обращенной к микроспорам оболочки в клетках тапетума, в незначительном выпячивании протопластов внутрь гнезда и отсутствии орбикул (рис. 1, *13*). В плотной цитоплазме тапетума на стадии митоза ядра микроспоры в большом количестве присутствуют темно окрашенные гранулы и крахмал.

Средний слой один. Клетки его разрушаются по мере созревания пыльника, причем неодновременно (рис. 1, *6*). Не исключено, что он также участвует в образовании синцития в тех случаях, когда это происходит в пыльнике. В случаях, когда тапетум развивается без реорганизации, отдельные клетки среднего слоя наблюдаются до стадии образования 2-клеточного пыльцевого зерна (рис. 1, *13*). В зрелом пыльнике среднего слоя не наблюдается (рис. 1, *11*).

Эндотеций представлен довольно крупными клетками, в которых на стадии деления ядра микроспоры появляются тонкие фиброзные пояски (рис. 1, *8, 9*), или оболочки клеток значительно утолщаются (рис. 1, *13*). К созреванию пыльника фиброзные пояски становятся очень массивными, они наблюдаются только в эндотеции (рис. 1, *11, 12*).

Эпидерма на ранних стадиях представлена удлиненными клетками (рис. 1, *1, 5*). Но уже со стадии деления ядра микроспоры клетки ее уплощаются и сжимаются. На стадии, когда генеративная клетка в пыльцевом зерне еще находится в пристенном положении, эпидерма наблюдается в виде сжатых и темно окрашенных остатков оболочек с кутикулой, как бы утолщающих наружную оболочку эндотеция (рис. 1, *8, 9*).

В зрелом пыльнике стенка представлена фактически одним эндотецием с фиброзными утолщениями, на котором под толстой кутикулой только местами сохраняются остатки оболочек клеток эпидермы (рис. 1, *11*).

Спорогенная ткань состоит из 2 рядов клеток. Микроспороциты крупные, с большими ядрами и плотной цитоплазмой (рис. 1, *1*).

Микроспорогенез протекает без нарушений. Тетрады микроспор образуются по симультанному типу (рис. 1, *3, 4*), расположение микроспор в тетрадах тетраэдральное. После разобщения из тетрад микроспоры округляются, они содержат плотную цитоплазму и довольно крупное ядро в центре клетки (рис. 1, *5*). По мере развития микроспоры увеличиваются, в них появляется вакуоль, а ядро смещается к стенке (рис. 1, *6*), где и происходит его деление и образуется линзовидная генеративная клетка (рис. 1, *8, 13*). В материале из Бадхыза отмечено наличие кристаллов в вакуолях микроспор, которые исчезают по мере уменьшения вакуоли и заполнения цитоплазмы вегетативной клетки запасными веществами (рис. 1, *13*). В дальнейшем генеративная клетка перемещается внутрь вегетативной, в которой вакуоль исчезает, а цитоплазма становится плотной и в ней накапливается большое количество крахмала. Зрелое пыльцевое зерно 2-клеточное. Генеративная клетка овальная, с гомогенной цитоплазмой, расположена рядом с лопастным ядром вегетативной клетки (рис. 1, *11*).

Семяпочка, зародышевый мешок. В завязи развивается до 24 семяпочек, каждая на длинном изогнутом фуникулусе, гемитропная (до анатропной), с двумя 2-слойными интегументами, крассинуцеллятная. Нуцеллус довольно массивный. На ранних стадиях развития зародышевого мешка он представлен 3—5 слоями париетальной ткани в микропилярной зоне, 4—5 слоями — в латеральной и 6—8 — в халазальной зонах (рис. 2, *1—6*). Клетки эпидермы нуцеллуса в микропилярной зоне иногда периклинально делятся, формируя 2-слойный нуцеллярный колпачок, но чаще радиально вытягиваются. По мере развития и созревания зародышевого мешка нуцеллус, как и вся семяпочка, значительно увеличивается за счет роста клеток. Примыкающие к зародышевому мешку 2—3 латеральных слоя разрушаются, остальные сохраняются продолжительное время, но постепенно вытесняются развивающимся эндоспермом (рис. 4, *1—5*). На ранних стадиях развития зародышевого мешка в клетках нуцеллуса, особенно в микропилярной зоне и вокруг зародышевого мешка, содержится крахмал (рис. 2, *3—7*). На стадиях формирования семени клетки нуцеллуса крупные, вакуолизированные. Эпидерма нуцеллуса сохраняется почти до созревания семени, до поздней торпедовидной стадии развития зародыша (рис. 4, *5—8*; 5, *1—4*). На ее поверхности после оплодотворения появляется кутикула, которая прослеживается на всем протяжении развития семени и заметно утолщается (рис. 4, *2—8*; 5, *1—4*). В зрелом семени эпидерма нуцеллуса отсутствует, но кутикула сохраняется, она примыкает к эндосперму (рис. 5, *5*).

В основании нуцеллуса формируется гипостаза выпуклой линзовидной формы, клетки которой дифференцированы уже на стадии зрелого зародышевого мешка (рис, 4, *1*). Гипостаза наблюдается в течение всего периода развития семени (рис. 4, *2—8*). Оболочки ее клеток значительно утолщаются, а клетки заполняются танинами. В зрелом семени сохраняются сжатые клетки гипостазы (рис. 4, *9*).

Проводящий пучок с сосудистыми элементами из фуникулуса следует в семяпочку и подходит к гипостазе (рис. 4, *1—5*).

Оба интегумента 2-слойные (рис. 2, *1, 2*), в районе микропиле расширяющиеся до 3 слоев (рис. 3, *10*). Внутренний интегумент состоит из вытянутых клеток с плотной цитоплазмой, наружный — из более крупных, слабо вакуолизированных клеток на стадии зрелого зародышевого мешка (рис. 5, *1*). Интегументы плотно примыкают друг к другу и к нуцеллусу. Микропиле образовано обоими интегументами, прямое, короткое (рис. 4, *1*).

Археспориальная клетка делится периклинально, образуя париетальную и спорогенную клетки. Производные париетальной клетки формируют 3—5-слойную париетальную ткань, спорогенная клетка дифференцируется в мегаспороцит — крупную клетку с большим ядром и плотной цитоплазмой (рис. 2, *1, 2*). В результате двух последующих делений мейоза образуется линейная тетрада мегаспор, в которой халазальная мегаспора является функциональной, а остальные довольно быстро дегенерируют (рис. 2, *3, 4*), и на стадии 2-ядерного вакуолизированного зародышевого мешка, а тем более 4-ядерного их остатки едва различимы (рис. 2, *5, 6*). Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. Сформированный, он 7-клеточный и 8-ядерный (рис. 2, *7*). Зрелый зародышевый мешок широкоовальный, с крупными дифференцированными клетками яйцевого аппарата. Яйцеклетка грушевидной формы, с крупным ядром в апикальной части клетки и вакуолью — в базальной. Синергиды также грушевидной формы, с уплощенными базальными концами, без выраженного нитчатого аппарата. Полярные ядра сливаются до оплодотворения, и крупное центральное ядро располагается вблизи яйцевого аппарата. Антиподы — 3 небольшие клетки, эфемерные, дегенерируют до оплодотворения (рис. 2, *8*). В яйцеклетке отмечены мелкие зерна крахмала, в центральной клетке вокруг ядра и в тяжах цитоплазмы присутствуют крупные крахмальные зерна в

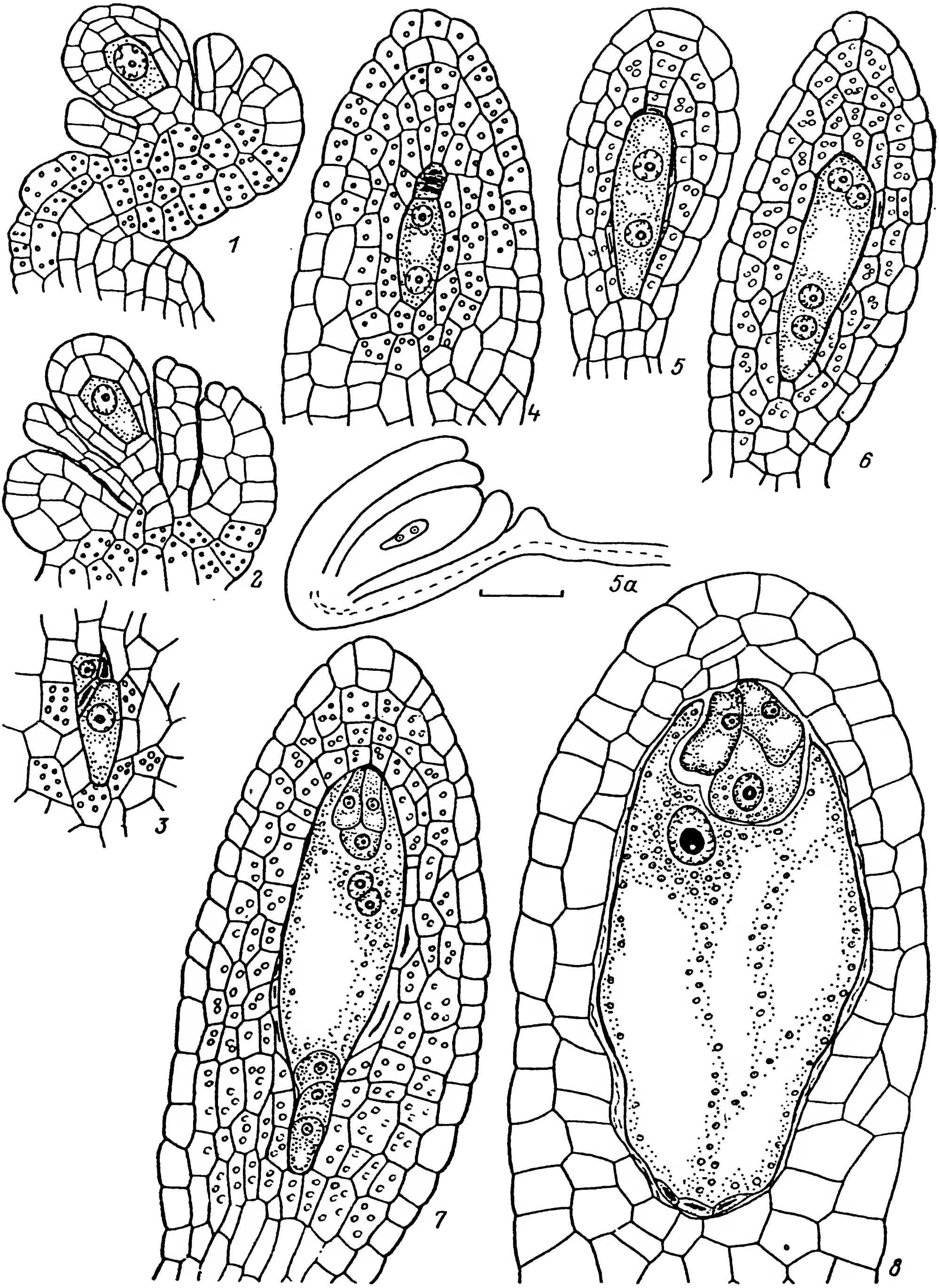


Рис. 2. Развитие зародышевого мешка у *Tetradiclis tenella*.

1, 2 — нуцеллус семяпочки с мегаспороцитом; начало развития интегументов; *3, 4* — халазальная мегаспора тетрады становится функциональной, остальные дегенерируют; *4—8* — нуцеллус семяпочки на стадии 2-ядерного (*4, 5*), 4-ядерного (*6*), сформированного (*7*) и зрелого (*8*) зародышевого мешка; *5а* — схема семяпочки на стадии 2-ядерного зародышевого мешка. Масштабная линейка: *1—8* — 0.02; *5а* — 0.03 мм.

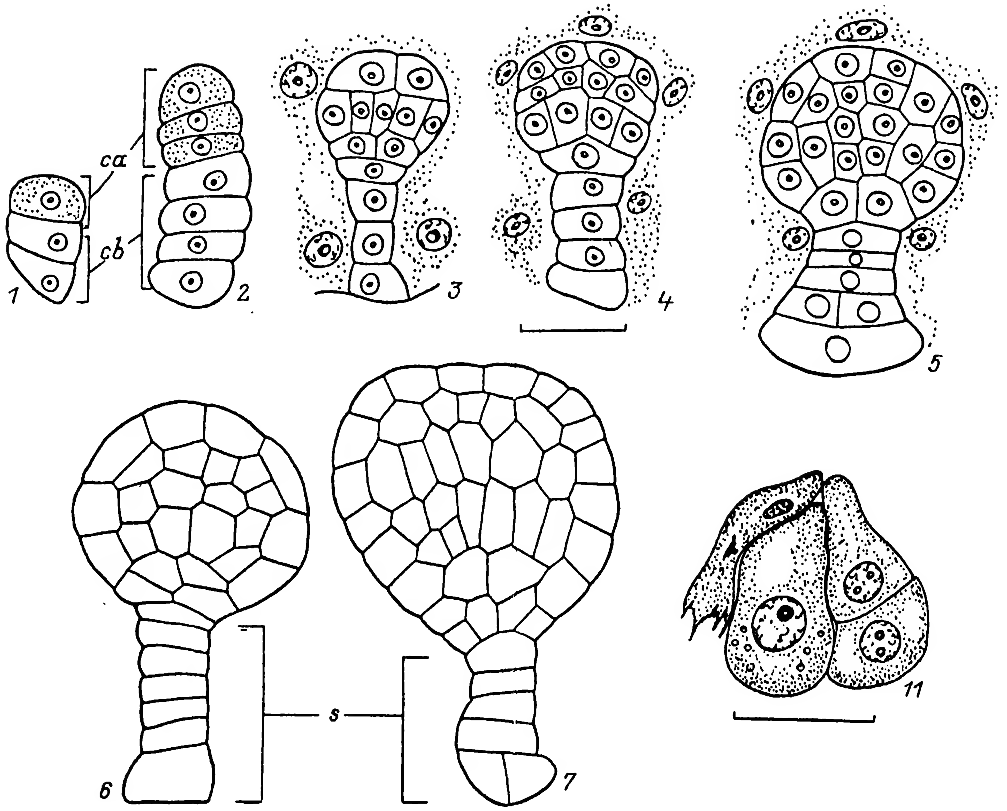


Рис. 3. Развитие зародыша и эндосперм у *Tetradiclis tenella*.

1—4 — проэмбриональная, *5—9* — эмбриональная фазы развития; *3—5* — зародыш окружают ядра эндосперма; *10* — микропилярная часть семяпочки и начало клеточной стадии развития эндосперма; *11* — зигота и синергидный 2-клеточный проэмбрио. Видны остатки разрушенной синергиды. *ви* — внутренний интегумент, *з* — зародыш, *к* — кутикула, *н* — нуцеллус, *ни*.— наружный интегумент, *энд* — эндосперм. Масштабная линейка: *1—9*, *11* — 0.02; *10* — 0.03 мм. Остальные объясиения в тексте.

большом количестве. Развитие семяпочек в завязи и даже в одном и том же гнезде протекает не синхронно: в одно и то же время можно наблюдать стадии 2-, 4- и 8-ядерного зародышевого мешка. Подобные различия в стадиях отмечаются и в процессе развития семян.

Мужские структуры развиваются значительно быстрее женских в одном и том же цветке, что является признаком протандрии. Например, когда пыльник находится на стадии 2-клеточных пыльцевых зерен, зрелый, перед вскрытием, в семяпочке наблюдается только стадия мегаспороцита.

Оплодотворение порогамное, двойное. Пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок, разрушая одну из синергид. Вторая интактная синергида сохраняется в зародышевом мешке продолжительное время и иногда делится поперечно раньше зиготы (рис. 3, *11*), однако дальше не развивается, поэтому, хотя это и свидетельствует о синергидной апогаметии, ни одного случая полиэмбрионии в этом материале отмечено не было.

Эндосперм и зародыш. Зиготогенез довольно продолжителен. За это время происходит значительное увеличение семяпочки и зародышевого мешка (рис. 4, *1*, *2*).

Тип развития эндосперма — нуклеарный. Деление первичного ядра эндосперма опережает деление зиготы. Ядерная фаза развития эндосперма наблюдается до шаровидной стадии развития зародыша (рис. 3, *3—5*). Ядра эндосперма располагаются в халазальном и микропилярном концах зародышевого

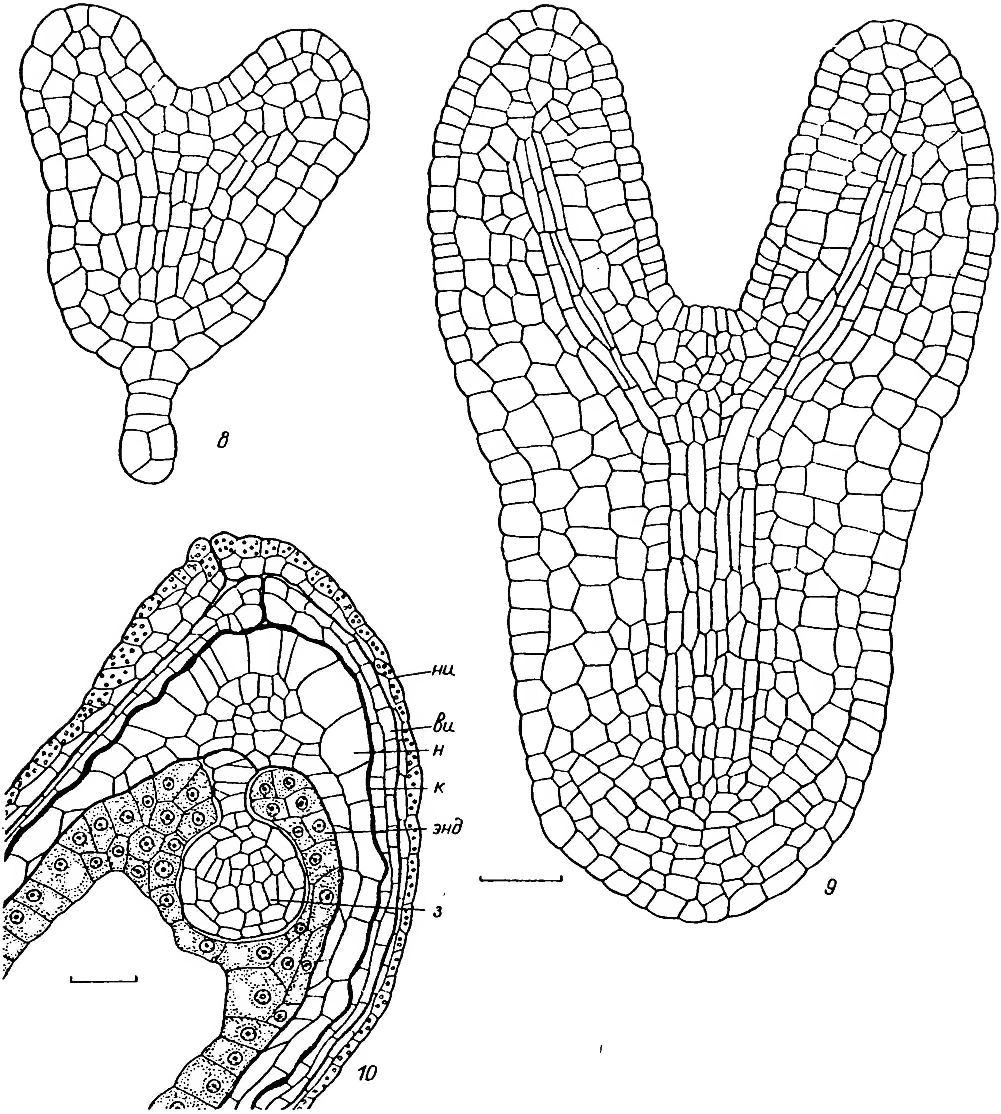


Рис. 3 (*продолжение*).

мешка и в пристенном слое цитоплазмы. Центральную часть зародышевого мешка занимает крупная вакуоль (рис. 4, *2, 3*). Клеткообразование в эндосперме начинается на булавовидной стадии развития зародыша в момент начала закладки инициалей семядолей зародыша (рис. 3, *10*). Сначала крупные клетки образуются в постенном слое, затем в микропилярном и халазальном концах. Центральная вакуоль заполняется постепенно, к стадии сердечковидного зародыша (рис. 4, *4, 5*). Клетки периферийных слоев эндосперма более мелкие, с плотной цитоплазмой, в них накапливаются запасные питательные вещества. Клетки центральных слоев эндосперма крупные, вакуолизированные и постепенно поглощаются растущим зародышем (рис. 4, *6—8*). В зрелом семени эндосперм сохраняется и окружает зародыш 3—4 слоями, и только 1 слой остается у корневого апекса (рис. 4, *9*). В клетках эндосперма содер-

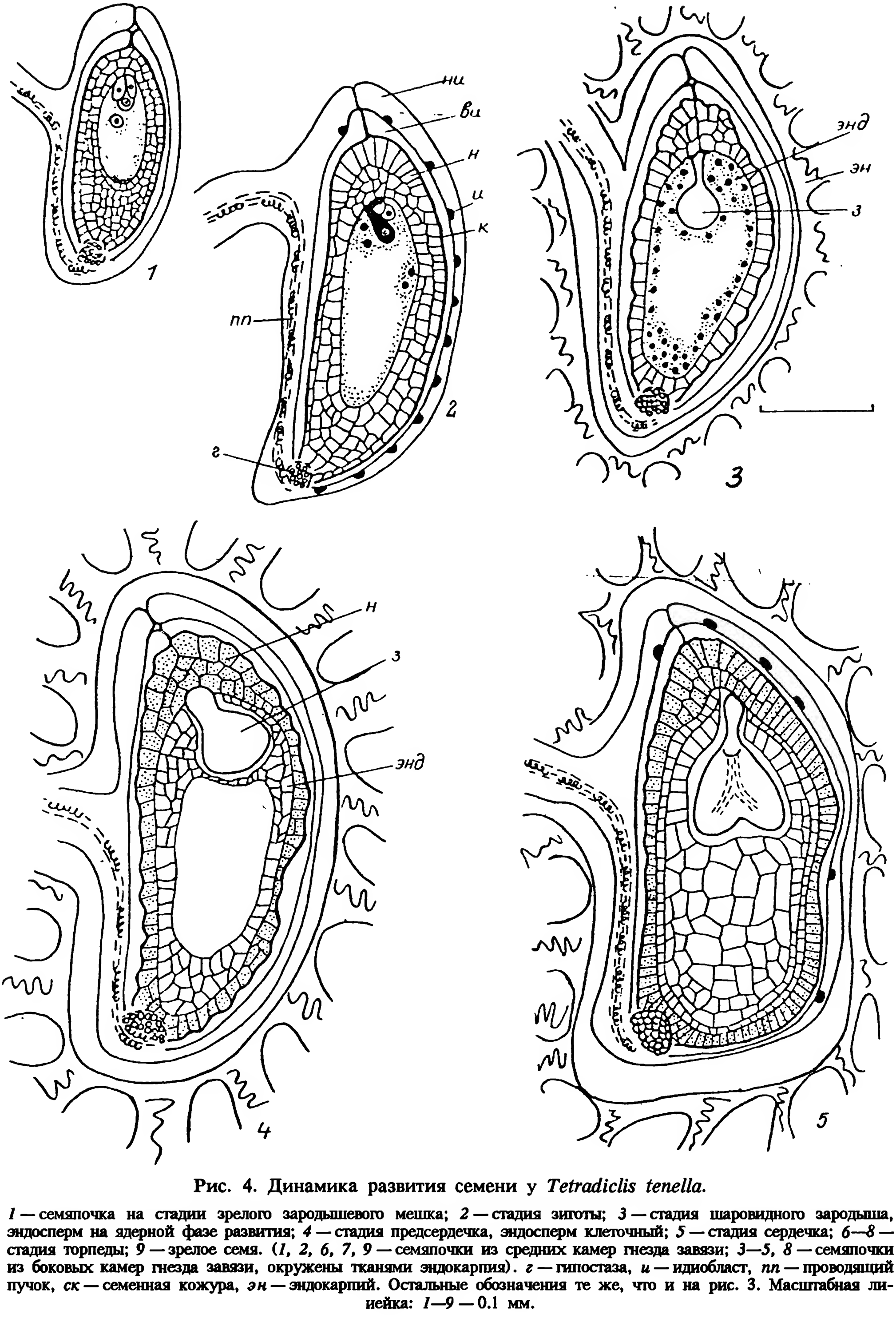


Рис. 4. Динамика развития семени у *Tetradiclis tenella.*

1 — семяпочка на стадии зрелого зародышевого мешка; *2* — стадия зиготы; *3* — стадия шаровидного зародыша, эндосперм на ядерной фазе развития; *4* — стадия предсердечка, эндосперм клеточный; *5* — стадия сердечка; *6*—*8* — стадия торпеды; *9* — зрелое семя. (*1, 2, 6, 7, 9* — семяпочки из средних камер гнезда завязи; *3*—*5, 8* — семяпочки из боковых камер гнезда завязи, окружены тканями эндокарпия). *г* — гипостаза, *и* — идиобласт, *пп* — проводящий пучок, *ск* — семенная кожура, *эн* — эндокарпий. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3. Масштабная линейка: *1*—*9* — 0.1 мм.

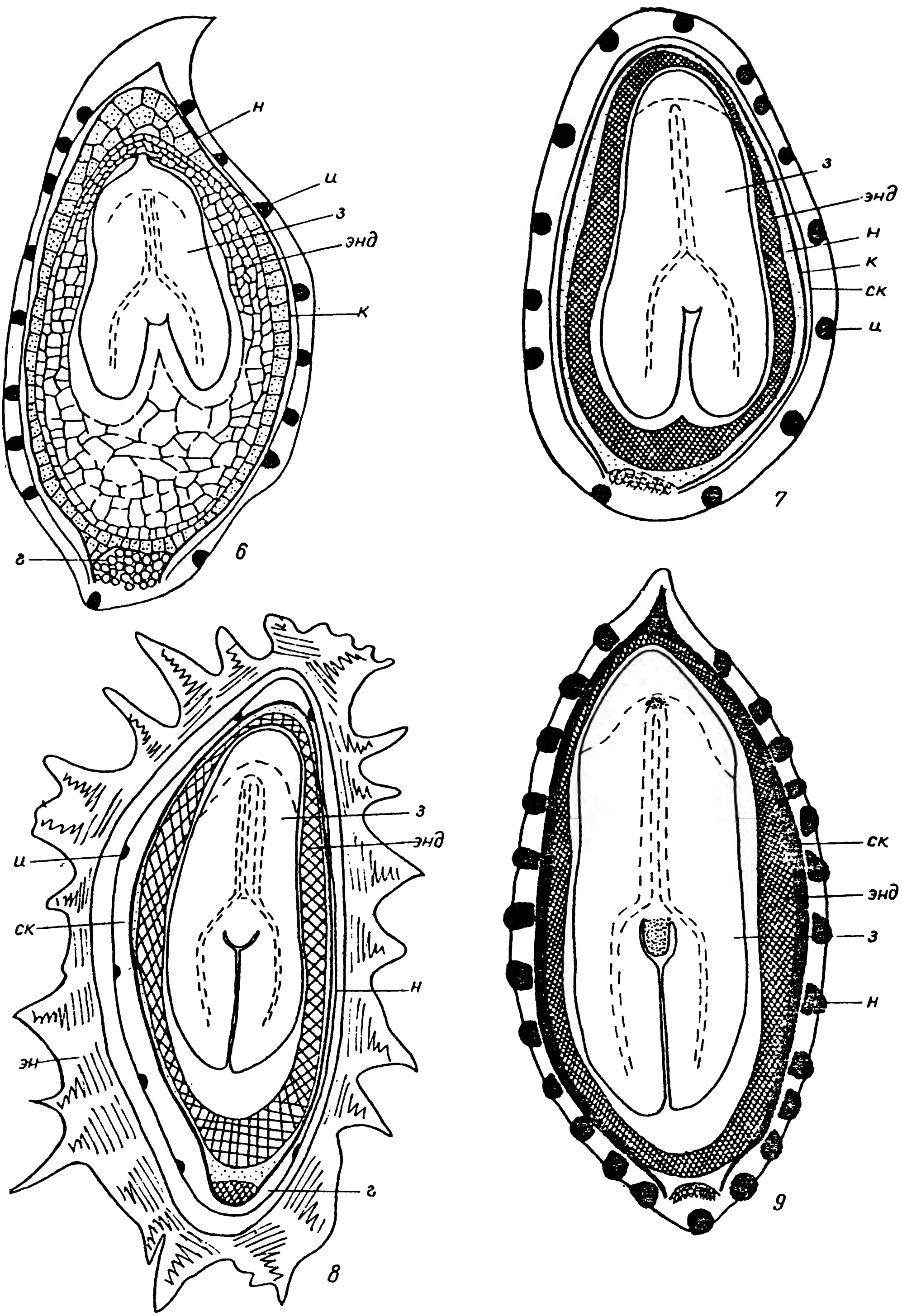


Рис. 4 (*продолжение*).

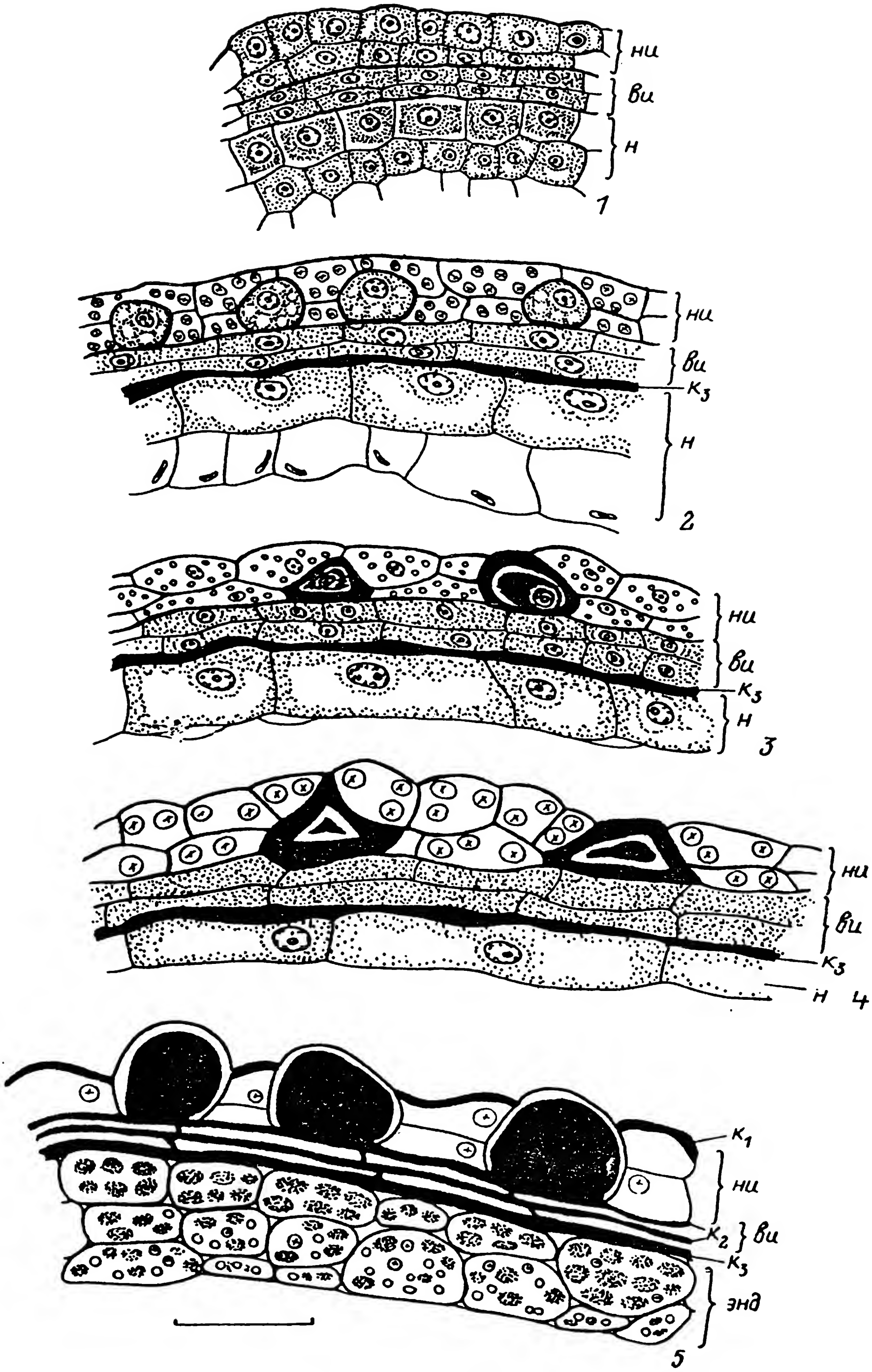


Рис. 5. Развитие семенной кожуры у *Tetradiclis tenella*.

1 — стадия зрелого зародышевого мешка; *2* — стадия зиготы, дифференциация идиобластов; *3* — стадия сердечковидного, *4* — торпедовидного зародышей, идиобласты заполнены слизью; *5* — зрелое семя. Кутикулы: $к_1$ — наружная, $к_2$ — промежуточная, $к_3$ — внутренняя. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3, 4. Масштабная линейка — 0.02 мм.

жатся запасные белки и в незначительном количестве крахмал и жиры (рис. 5, *5*).

Эмбриогенез соответствует Solanad-типу. Зигота делится поперечной перегородкой, так же делятся ее производные — клетки *ca* и *cb*. В нитевидном проэмбрио насчитывается 6—7 клеток, прежде чем апикальная клетка поделится продольно, причем производные *ca* отличаются наличием более плотной цитоплазмы (рис. 3, *1*, *2*). В построении зародыша в основном принимают участие производные клетки *ca*, гипофизис и суспензор образуются из производных клетки *cb*. Формула эмбриогенеза следующая:

$$ca = pco + pvt + phy + icc + iec,$$

$$cb = co + s,$$

где *pco* — семядоли, *pvt* — точка роста стебля, *phy* — гипокотиль, *icc* — инициаль центрального цилиндра корня, *iec* — инициаль коры корня, *co* — инициали чехлика, *s* — суспензор. Суспензор 1-рядный, довольно длинный на ранних и сердечковидной стадиях (рис. 3, *3—8*). Гистологическая дифференциация и вычленение инициалей в зародыше четко прослеживаются после стадии октантов и образования эмбриодермы (рис. 3, *5—7*), а органогенез — во время эмбриональной фазы развития (рис. 3, *7—9*; 4, *7—9*). Зрелый зародыш прямой, дифференцированный, с 2 довольно массивными семядолями, хорошо выраженной апикальной меристемой точек роста стебля и корня, с корневым чехликом. В центре гипокотиля проходит прокамбиальный тяж, достигающий апикальной меристемы и разветвляющийся в семядоли (рис. 4, *9*). В тканях зародыша, и особенно в семядолях, накапливаются запасные жиры и в небольшом количестве крахмал и белки.

Семенная кожура формируется обоими интегументами, которые в процессе созревания семени дифференцируются и изменяются. Клетки обоих слоев внутреннего интегумента увеличиваются в размерах, еще более вытягиваясь в длину, цитоплазма в них плотная, гомогенная (рис. 5, *2—4*). К созреванию семени содержимое клеток почти исчезает, тангенциальные оболочки утолщаются за счет отложения на них кутикулы, клетки сжимаются.

В клетках эпидермы наружного интегумента в первую очередь, а затем и во внутреннем его слое накапливается большое количество крахмала (рис. 3, *10*; 5, *2*, *3*), причем по мере созревания семени крахмальных зерен в клетке становится меньше, но они очень крупные (рис. 5, *4*). Характерной особенностью развития семенной кожуры является дифференциация идиобластов во внутреннем слое наружного интегумента. Отдельные клетки в этом слое значительно увеличиваются, изменяется их форма, утолщаются оболочки, в клетках постепенно накапливается слизь (рис. 5, *2—4*). Раздвигая клетки, идиобласты выходят в первый ряд.

В зрелом семени семенная кожура плотно сомкнута и представлена тестой из 2 слоев, дериватов наружного интегумента. В ней наружный слой состоит из крупных, почти пустых клеток, выпуклая наружная оболочка которых покрыта слоем кутикулы. Идиобласты очень крупные, выступающие над эпидермой клетки, заполненные темно окрашенной слизью. Тегмен состоит фактически из сложной кутикулярной пленки, в которой едва различимы 2 слоя сжатых клеток внутреннего интегумента со значительно утолщенными кутинизированными оболочками, к которым примыкает кутикула нуцеллуса. Семенная кожура плотно прилегает к эндосперму (рис. 5, *5*). По такому строению семенной кожуры семена определяются как тестальные. Следует отметить, что не все семяпочки в завязи развиваются и образуют семена. Очень часто на их месте развиваются личинки насекомого, вид которого не определен, но который, возможно, является опылителем.

Обсуждение результатов

О развитии тапетума. У исследованного вида, как было показано выше, в материале, собранном из разных мест произрастания, наблюдаются различия в развитии тапетума. В одном случае оно соответствует клеточному без реорганизации (хотя и с отклонениями) типу развития (Бадхыз), в другом — клеточному с реорганизацией в синцитий (через промежуточную стадию окаймляющего симпласта) (Тигровая балка). Чрезвычайно редки случаи, когда в одном роде, а тем более у одного и того же вида развитие тапетума протекает по-разному. Отклонения от нормы в развитии тапетума, как правило, ведут к стерилизации пыльцы (Камелина, 1980, 1984; Bhandari, 1984). Однако в обоих случаях в зрелых пыльниках наблюдалась одинаково жизнеспособная пыльца, развитие которой шло без отклонений. Это свидетельствует о том, что для данных образцов каждый из способов развития тапетума является нормой. Несомненно то, что исходный тип развития тапетума у *T. tenella* — клеточный, а реорганизация тапетума у таджикских экземпляров — явление вторичное, но уже генетически закрепленное. Возможно, оно объясняется экологическими факторами. В Тигровой балке растение находилось в условиях вторичного засоления, что могло повлиять на изменение способа развития тапетума, структуры, наиболее четко реагирующей на стрессовые ситуации. Можно также предположить, что популяция *T. tenella* в Тигровой балке состоит из полиплоидной расы, и тогда изменение способа развития тапетума — реакция на увеличение плоидности. В пользу этого свидетельствует и тот факт, что у образцов из Тигровой балки, несмотря на идентично протекающие процессы формирования женских эмбриональных структур и семян, сами эти структуры по своим размерам заметно крупнее по сравнению с таковыми у растений из Бадхыза. Так, например, почти на одной и той же стадии 2-ядерного зародышевого мешка нуцеллус у них более массивный и содержит большее число слоев (рис. 2, *4, 5*). Такие тонкие различия в эмбриологических признаках могут свидетельствовать о наличии разных рас внутри вида, а может, и разных видов в этом роде. При визуальном наблюдении оказалось, что и сами растения из Бадхыза (в фиксированном материале) более миниатюрны. Совершенно ясно, что только при дальнейших исследованиях с помощью различных методов можно будет ответить на эти вопросы.

О диморфизме семян у *T. tenella*. В ботанической литературе неоднократно указывалось на различия в строении семян, а также в цвете оболочки зрелых семян из одного и того же плода. Наиболее подробное морфологическое описание плода и семян содержится в работе Д. Е. Янишевского (1940), в которой автор в основном и объясняет природу этих различий. Эмбриологические исследования позволяют дополнить эти описания новыми подробностями. Следует отметить, что различия, обнаруженные у зрелых семян, обусловлены положением семяпочек в завязи. Завязь у *T. tenella* 4-гнездная, каждое гнездо разделено ложными перегородками на 3 камеры — среднюю и 2 боковые. Семяпочки, расположенные и развивающиеся в боковых камерах (по одной в каждой), окружены тканью завязи, которая довольно плотно примыкает к наружному интегументу, но не срастается с ним, и небольшой промежуток между ними всегда различим и заполнен слизью (рис. 4, *3—5, 8*). Зрелое семя в боковой камере остается окруженным тканями эндокарпия, которые сохраняются при семени и после его освобождения из плода в виде чехла с пленчатой оторочкой и остатков прилегавших клеток с утолщенными оболочками. Такое явление не наблюдается в средних камерах, и семяпочки, развивающиеся в них, остаются «голыми», а зрелые семена — без дополнительного чехла и без крыла. В связи с этим зрелые семена отличаются цветом (одни темные — остатки эндокарпия обычно темные, одревесневшие, очевидно, содержат танины, другие светлые, желтоватые) и формой (угловатая, не совсем правильная, с выраженным крылом у одних, овальная, веретеновидная у других). Однако отпрепарированные от эндокарпия семена из боковых камер также овальной формы (рис. 4, *8*).

Различия заметны еще во времени появления и количестве идиобластов в наружном интегументе. В семяпочках средних камер идиобласты появляются на стадии зиготы (рис. 4, *2*), в то время как в семяпочках, развивающихся в боковых камерах, это происходит значительно позже, иногда только на стадии сердечковидного зародыша (рис. 4, *5*). Существенно различается и количество идиобластов в семенной кожуре зрелого семени: их значительно больше в семенах из средних камер (рис. 4, *7, 8*), они выступают над эпидермой, поэтому поверхность семени становится бугорчатой (рис. 4, *9*; 5, *5*), чего не наблюдается у семян из боковых камер, и поверхность семенной кожуры этих семян гладкая. Этим, очевидно, объясняются и различия, наблюдавшиеся во время прорастания семян: семенная кожура у первых ослизняется, чего не происходит у вторых (Янишевский, 1940). Слизь накапливается в идиобластах, а при прорастании, вероятно, выделяется из них на поверхность семени. Семена, свободные от тканей околоплодника, отличаются быстрым, а заключенные в эндокарпий — медленным прорастанием (Янишевский, 1940).

Таким образом, наше исследование явилось подтверждением того, что у *T. tenella*, несмотря на одни и те же тип семяпочки и внутреннее строение семени, наблюдается диморфизм зрелых семян, выраженный в различиях строения семенной кожуры и других признаков, перечисленных выше. Еще A. Bunge (1840) объяснял это явление как приспособление семян к различному способу распространения, что и обусловило особенность строения завязи и плода. При вскрытии плода большая часть семян, а именно расположенных в средних камерах, «голых», высыпается сразу около материнского растения. Семена, развивающиеся в боковых камерах, освобождаются позже, после разрушения плода, и, снабженные чехлом из тканей эндокарпия в виде крыла, распространяются с помощью ветра на более дальние расстояния, что и обеспечило существование этого вида на обширном ареале.

При сравнительно-эмбриологическом анализе признаков рода *Tetradiclis* и представителей семейств, в состав которых этот род включался, выявлены их сходство и различия.

Так, у рода *Tetradiclis* и у представителей сем. *Zygophyllaceae* (Камелина, 1985) общими признаками мужских эмбриональных структур являются: 4-гнездный, вскрывающийся продольно, с немассивным связником и сливающимися перед вскрытием гнездами в теках пыльник; симультанное образование тетрад микроспор; одиночные 2-клеточные зрелые пыльцевые зерна. Отличается *Tetradiclis* от представителей сем. *Zygophyllaceae* двудольным типом формирования стенки гнезда пыльника (против основного), числом слоев в сформированной стенке (4 против 6—7), наличием 1 эфемерного среднего слоя (против 2—4, из которых 1 сохраняется в зрелом пыльнике); наличием клеточного с реорганизацией в синцитий (= ложный периплазмодий) тапетума (в отличие от клеточного секреторного, без реорганизации); 1-слойной стенки зрелого пыльника, представленной фиброзным эндотецием, на котором под толстой кутикулой заметны лишь остатки сжатых клеток эпидермиса (против 3-слойной стенки с сохраняющимся эпидермисом и фиброзными эндотецием и средним слоем); 2-слойной (против многослойной) спорогенной тканью. В признаках женских эмбриональных структур общими являются: два интегумента в крассинуцеллятной семяпочке, выраженная гипостаза, типы мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка (Polygonum). Различия наблюдаются в толщине интегументов, наличии интегументального тапетума (у *Tetradiclis* он отсутствует), в числе и форме семяпочки, в форме и особенностях строения зародышевого мешка и его элементов. *Tetradiclis* отличается массивным нуцеллусом, который разрушается очень медленно. Эпидерма нуцеллуса наблюдается до поздней торпедовидной стадии развития зародыша, между нею и внутренним интегументом присутствует толстая кутикула, сохраняющаяся и в зрелом семени. Микропиле у *Tetradiclis* образовано обоими интегументами, у *Zygophyllaceae* — чаще внутренним. У *Tetradiclis* в наружном интегументе выделяются специфические клетки-идиобласты, накапливающие слизь. Порогамия и двойное оплодотворение, развитие эндосперма по нуклеарному типу, эмбриогенез Solanad-типа наблюдаются и в роде *Tetradiclis*, и у представителей сем. *Zygophyllaceae,* у которых отмечен еще и Asterad-тип эмбриогенеза. Различия отмечаются в продолжительности ядерной стадии эндоспермогенеза, во времени и месте начала клеткообразования, в наличии эндосперма в зрелом семени у *Tetradiclis* (против скудного или отсутствующего). Сем. *Zygophyllaceae* свойственны синергидная апогаметия и интегументальная полиэмбриония, почкование клеток суспензора. У *Tetradiclis* отмечена только синергидная апогаметия.

От сем. *Rutaceae* род *Tetradiclis* отличается строением сформированной и зрелой стенки пыльника и спорогенной ткани, типом тапетума, типом семяпочки (гемитропная против анатропной), формой микропиле, строением нуцеллуса, наличием специфических клеток в интегументе, отсутствием нуцеллярной эмбрионии, типом эмбриогенеза и длинным нитевидным суспензором, наличием эндосперма в семени и др. (см.: Наумова, 1985).

От сем. *Crassulaceae* (Никитичева, 1985) род *Tetradiclis* отличается почти тем же набором признаков, к ним добавляются отсутствие танинов в тканях пыльника и различных гаусториев, свойственных представителям *Crassulaceae*, нуклеарный эндосперм, сохраняющийся в семени.

От сем. *Elatinaceae* род *Tetradiclis* также отличается, хотя набор отличительных признаков меньше, чем в случаях с предыдущими семействами. Различны сформированная стенка и стенка зрелого пыльника, тип тапетума, тип семяпочки и ее проводящей системы, гипостаза, строение интегументов, структура зрелого семени (Соколовская, 1983). По остальным признакам отмечается некоторое сходство, особенно с родом *Bergia* (Dathan, Singh, 1971).

Таким образом, по эмбриологическим признакам ни в одно из упомянутых семейств род *Tetradiclis* не может быть включен. Тем самым подтверждается целесообразность выделения его в отдельное семейство (Takhtajan, 1986; Тахтаджян, 1987). Сем. *Tetradiclidaceae* можно поместить вторым семейством в порядок *Elatinales* либо в ранге отдельного порядка — между порядками *Rutales* и *Linales*, так как с некоторыми семействами этих порядков у него есть сходство по отдельным морфологическим признакам (Янишевский, 1940; Тахтаджян, 1966, 1987).

Выражаю искреннюю благодарность Т. Г. Гореловой за сбор материала и Н. Босмановой за помощь в его обработке.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 93-04-20626).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Род *Tetradiclis* Stev. // Флора СССР. М. — Л., 1949. Т. 14. С. 151.

Камелина О. П. Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л., 1980. 108 с.

Камелина О. П. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Daphniphyllum macropodum* (*Daphniphyllaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 376—383.

Камелина О. П. Семейство *Zygophyllaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Brunelliaceae—Tremandraceae*. Л., 1985. С. 145—151.

Камелина О. П. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений. Ташкент, 1991а. 80 с.

Камелина О. П. Систематическое положение рода *Tetradiclis* Stev. (по эмбриологическим признакам) // Филогения и систематика растений. М., 1991б. С. 45—47.

Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96.

Кинзикаева Г. К. Род *Tetradiclis* Stev. // Флора Таджикской ССР. Л., 1981. Т. 6. С. 383—384.

Наумова Т. Н. Семейство *Rutaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Brunelliaceae—Tremandraceae.* Л., 1985. С. 131—136.

Никитин В. В., Гельдыханов А. М. Сем. 70. Парнолистниковые — *Zygophyllaceae* // Определитель растений Туркмении. Л., 1988. С. 379.

Никитичева З. И. Семейство *Crassulaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Brunelliaceae—Tremandraceae.* Л., 1985. С. 29—33.

Соколовская Т. Б. Семейство *Elatinaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae.* Л., 1983. С. 96—98.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., 1966. 612 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Янишевский Д. Е. Tetradiclis tenella (Ehrenb.) Litw. как пример эфемера на солончаках пустынного Средиземья // Acta Inst. Bot. Ac. Sci. URSS. 1940. Ser IV. Fasc. 4. P. 236—247.

Budell B. Untersuchungen der Antherentwicklung einiger Blütenpfasen // Z. Bot. 1964. Bd 52. H. 1. S. 1—28.

Bunge A. Ueber die Gattung *Tetradiclis* Stev. // Linnaea. 1840. Bd 14. S. 161.

Bhandari N. N. The microsporangium // Embryology of Angiosperms. Berlin etc., 1984. P. 53—121.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2 ed. N. Y., 1988. 555 p.

Dahlgren R. A revised system of classification of the angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 80. P. 91—124.

Dathan A. C. R., Singh D. Embryology and seed development in *Bergia* L. // J. Indian. Bot. Soc. 1971. Vol. 50. N 4. P. 362—370.

Davis G. L. Systematic embryology of the angiosperm. N. Y. etc., 1966. 528 p.

Endlicher S. L. Genera plantarum. Wien, 1836—1840.

Engler A. Zygophyllaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1896. Bd III. H. 4. S. 353—357.

Fenzl E. Die Gattung *Tetradiclis* Steven und ihre Stellung im natürlichen Systeme // Linnaea. 1841. Bd 15. S. 289—299.

Hallier H. L'origine et le systeme phylétique des Angiosperms exposes à l'aide de leur arbre généalogique // Arch. Néere. Sci. Exact. Nat. Ser. 1912. Vol. 1. P. 146—234.

Takhtajan A. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. P. 225—359.

Takhtajan A. Floristic regions of the world. Berkeley etc., 1986. 556 p.

Thorne R. F. Proposed new realignments in the angiosperms // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. P. 85—117.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 XI 1993

SUMMARY

Embryological features of *Tetradiclis* have been determined for the first time. They are the following: the tetrasporangiate and dithecal anther with ephemeral septa and thin connective, the formed anther wall of dicotyledonous type consists of epidermis (crushed), endothecium (develops fibrous thickenings), one middle layer (ephemeral) and cellular tapetum, development of which occurs by different way — with reorganization into bordering symplast and syncytium or without it (in plants from different areas). Simultaneous cytokinesis in microsporicytes follows meiosis and the microspore tetrads are tetrahedral. Pollen grains are two-celled. The ovule is hemitropous to anatropous, bitegmic and crassinucellate. Archesporium is one-celled. The embryo sac is monosporic, of Polygonum-type. The egg cell

and synergids are well differentiated. Antipodals are ephemeral. The polar nuclei fuse before fertilization. Endosperm formation is nuclear. Embryogeny conforms to Solanad-type. The seed coat developes from both integuments. The seeds are testal and dimorphic. Comparative embryologycal analysis has shown that the genus *Tetradiclis* is distinguished by most features from other families it was formally related to. The results confirm the idea that it should be considered as a separate family *Tetradiclidaceae.*

УДК 581.9(470.341)
© 1994

Е. В. Лукина

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ФЛОРЫ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ [1]

E. V. LUKINA. SOME FEATURES OF THE FLORA OF NIZHEGORODSKY REGION

Кратко подытожены результаты многолетнего изучения флоры Нижегородской обл.

Согласно «Определителю растений...» Д. С. Аверкиева (1938), во флоре Нижегородской обл. насчитывается 1245 видов. Во втором издании этой книги (Аверкиев, Аверкиев, 1985) содержится только 1146 видов. Сокращение числа видов произошло главным образом за счет исключения культурных растений и многих видов, известных в области по единичным находкам.

В последние годы были выявлены новые для области растения, среди которых такие редкие виды, как *Sparganium gramineum* Georgi, *Alisma gramineum* Lej., *Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht., *Nymphaea alba* L., *Silaum silaus* (L.) Schinz et Thell., *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze; обнаружены новые местонахождения некоторых редких видов, например *Isoëtes lacustris* L., *I. echinospora* L., *Equisetum scirpoides* Michx., *Salvinia natans* (L.) All., *Hepatica nobilis* Mill., *Rubus chamaemorus* L., *R. arcticus* L., *Betula nana* L., *Montia fontana* L., *Lunaria rediviva* L., *Trapa natans* L., *Empetrum nigrum* L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *Galeobdolon luteum* Huds., *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd, *Carex serotina* Merat, *C. disperma* Dew. (Смирнова, Никитина, 1972; Лукина, 1973, 1982а, б, 1984; Смирнова, 1975; Смирнова, Лукина, 1975; Баканина и др., 1991; В. Н. Тихомиров и С. В. Бакка — личные сообщения).

Эти материалы имеют важное значение для выяснения особенностей флоры области, они существенно дополняют наши представления о характерных чертах ее строения. Но, к сожалению, не все эти новые сведения нашли отражение во втором издании «Определителя растений...» (Аверкиев, Аверкиев, 1985).

Рассмотрим причины, которыми, на наш взгляд, определяются особенности нижегородской флоры, ее состав и структура. Нижегородская обл. в средней полосе европейской части России занимает одно из первых мест по разнообразию природных ландшафтов. По ее территории протекают р. Волга, а также ее крупные притоки — реки Ока и Сура, Ветлуга и Керженец. Круто меняя свое течение с меридионального на широтное, главная русская река делит Нижегородье на низинное Заволжье и возвышенное Правобережье, резко различающиеся по характеру растительного покрова.

Большая протяженность области с севера на юг дает возможность довольно полно проявиться зональным явлениям на ее территории. Северные районы области лежат в пределах южной тайги, остальная часть Заволжья, а также междуречье Волги и Оки и западная часть Правобережья — в подзоне широколиственно-еловых (смешанных) лесов, а восточная часть Правобережья — в зоне дубрав, сменяющихся к югу степью, представленной здесь подзоной луговых степей.

---

[1] 24 апреля 1992 г. материалы статьи доложены на заседании Нижегородского отделения ВБО, посвященного 100-летию со дня рождения С. С. Станкова.

На территории области можно наблюдать закономерности, проявляющиеся также в долготном направлении: при продвижении от западных ее границ к восточным намечается переход от природно-климатических условий, свойственных европейской части России, к природно-климатическим условиям, характерным уже для восточных регионов страны.

Можно назвать несколько особенностей, характерных для флоры Нижегородской обл.

Основное ее ядро слагается из видов, относящихся по типу ареалов к бореально-хвойнолесному, неморальному и степному элементам (Аверкиев, 1949, 1954). Остальные географические элементы, за исключением адвентивного, представлены небольшим числом видов, хотя и имеют очень большое значение, например, для выяснения исторических путей формирования флоры.

По области проходят западные и восточные, северные и южные границы распространения более чем 120 видов флоры. Западные неморальные виды, например *Fraxinus excelsior* L., *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub, *Hepatica nobilis* Mill., *Dentaria quinquefolia* Bieb., *Galeobdolon luteum* Huds., *Lunaria rediviva* L., *Sanicula europaea* L., имеют здесь восточные границы ареалов, а сибирские бореальные виды, например *Atragene sibirica* L., *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd, *Abies sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., — западную или юго-западную границу распространения. Северные бореальные виды, например *Drosera anglica* Huds., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *Carex disperma* Dew., находятся близ южной границы; субарктические виды *Betula nana* L., *Saxifraga hirculus* L., *Empetrum nigrum* L., *Rubus arcticus* L., *R. chamaemorus* L., *Polygonum viviparum* L., *Primula farinosa* L. произрастают здесь на южной границе распространения в отрыве от основного ареала.

Многие степные растения, например ковыли (их 8 видов) *Stipa pennata* L., *S. capillata* L., *S. sareptana* A. Beck., *S. pulcherrima* C. Koch, *S. dasyphylla* (Lindem.) Trautv., *S. tirsa* Stev., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. zalesskii* Wilensky, *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevsky, *H. schellianum* (Hack.) Kitag., *Gypsophyla altissima* L., *Amygdalus nana* L., и другие степняки имеют в области северную границу ареала.

На флору области большое влияние оказали исторические процессы перестройки растительных ландшафтов на этой территории, поэтому многие особенности нижегородской флоры необходимо рассматривать как явление реликтовое.

Можно указать несколько реликтовых видов, которые придают флоре области уникальный характер, и первым в списке этих растений следует поставить *Asplenium viride* Huds. Нижегородская обл. — единственное место произрастания на Русской равнине этого горно-альпийского вида. А. Д. Смирнова (1936), обнаружившая *Asplenium viride* в карстовых провалах Ичалковского бора, считала его послеледниковым реликтом, связанным с днепровским или валдайским оледенением, заметив при этом, что окончательно эту задачу можно решить только в том случае, если будет определен возраст ичалковского карста.

Не менее интересны во флоре области водные реликты *Isoëtes lacustris* L. и *I. echinospora* Durieu; первый из них обнаружен в 4 озерах (Святое Степуринское и Святое Дедовское Навашинского р-на, Большое и Малое Плотово Воротынского р-на); второй вид известен из 5 озер (Пырское Володарского р-на, Светлое Воскресенского р-на, Святое Степуринское, Большое и Малое Плотово). Исследователи относят эти виды к межледниковым реликтам, или к числу реликтов «перигляциальной флоры» (Назаров, 1928; Определитель растений Мещеры, 1986). К указанной категории реликтов следует также отнести *Sparganium gramineum* Georgi, обнаруженный в настоящее время в 5 озерах области (Красное и Малое Плотово Воротынского р-на, Боровское Балахнинского р-на, Пырское и Святое Степуринское).

Формирование растительного покрова и флоры области происходило в основном после отступления валдайского оледенения (Аверкиев, 1954). Каждая из эпох голоцена наложила свой отпечаток на ее флору. К реликтам субарктического времени, или «осколкам тундровой флоры», относятся *Betula nana* L., *Empetrum nigrum* L., *Rubus chamaemorus* L., *R. arcticus* L., *Saxifraga hirculus* L., *Primula farinosa* L., *Polygonum viviparum* L., *Montia fontana* L., *Petasites frigidus* (L.) Gass. и некоторые другие, более обычные субарктические формы (всего 18 видов).

Последний ледник хотя и не покрывал область, но его влияние сказывалось на ее территории вплоть до южных границ: это подтверждается, например, произрастанием *Saxifraga hirculus* на торфяном болоте около с. Починок (был собран также у д. Сошники Борского р-на) и недавними находками *Empetrum nigrum* на болоте Горское около д. Рожок Сосновского р-на (ранее указывался в окр. Пырского оз.) и *Rubus chamaemorus* — на сфагновой сплавине вокруг оз. Родионово того же района. Последний вид произрастает также в Заволжье и известен в междуречье Волги и Оки — на болоте Семиречье Балахнинского р-на и на сфагновой сплавине одного из Светлых озер Володарского р-на.

Что касается остальных видов, то *Rubus arcticus* известен только из Заволжья; *Primula farinosa* встречен однажды у д. Безводное Семеновского р-на (заволжская часть области); *Betula nana* произрастает на болоте Утрех Володарского р-на (в прошлом отмечался на болоте около с. Кантаурово Борского р-на), встречается также близ северной границы Ветлужского р-на, но уже за пределами области — на болоте по берегу Быкова оз. у д. Прудовка Костромской обл.; *Montia fontana* L. был собран в бассейне р. Везлома Борского р-на и недавно обнаружен на лугах поймы р. Линды у деревень Язвицы и Кулагино Семеновского р-на; *Polygonum viviparum* однажды найден у д. Ежово Борского р-на; *Petasites frigidus* указан у д. Киселево Ветлужского р-на на границе с Костромской обл.

Реликтовые явления обнаруживаются и при знакомстве со степной флорой области. Наличие в борах Заволжья степных форм, таких как *Veronica spicata* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Gypsophila paniculata* L., *Dianthus borbasii* Vandas, *Dracocephalum rhuyschianum* L., — свидетельство лесостепного ландшафта, распространенного здесь в бореальное время.

Виды настоящих ковыльных степей *Amygdalus nana* L., *Stipa sareptana* A. Beck., *S.capillata* L., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. pulcherrima* C. Koch., *S. dasyphylla* (Lindem.) Trautv., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Gypsophila altissima* L., *Artemisia sericea* Web. ex Stechm., *A. latifolia* Ledeb., характерные для южных лесостепных районов области — Межпьянья и Започинья, — следы степного прошлого, когда в бореальный период ландшафт этой территории был более степным по сравнению с современным.

Совместное произрастание дубравных и таежных видов в еловых и пихтово-еловых лесах Заволжья и Заветлужья, как показали С. С. Станков (1951) и Д. С. Аверкиев (1954), также связано с перестройкой растительных ландшафтов на этой территории области и носит реликтовый характер. Дубравные элементы так называемых широкотравных раменей *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus glabra* Huds., *Acer platanoides* L., *Corylus avellana* L. и их травянистые спутники *Aegopodium podagraria* L., *Mercurialis perennis* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Asarum europaeum* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Festuca altissima* All., *Stellaria holostea* L. — это древние аборигены, остатки дубрав, которые в прошлом были распространены и в заволжской части области.

Таежные виды *Abies sibirica* Ledeb., *Picea abies* (L.) Karst. и их спутники *Oxalis acetosella* L., *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata, *Cinna latifolia* (Trev) Griseb., *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski, *Circaea alpina* L., *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie — это северные и восточные мигранты, пришедшие на смену широколиственным лесам в атлантическое и суббореальное время. В. В. Алехин (1935) считал, что смена дубравных элементов таежными в наших еловых и пихтово-еловых лесах продолжается и в настоящее время.

К атлантическим реликтам относятся следующие типично западноевропейские виды: *Hepatica nobilis* Mill., произрастает только в Заволжье (единичные находки в Краснобаковском, Воскресенском и Семеновском районах); *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub — в Заволжье и в Нижнем Новгороде (дубрава Ботанического сада университета); *Lunaria rediviva* L., встречается в Нижнем Новгороде (Слуда и Малиновая гряда), около с. Аламасово Вознесенского р-на, у с. Работок Кстовского р-на, у д. Сумкино Лысковского р-на, у рабочего пос. Васильсурск Воротынского р-на и недавно обнаружен в Заволжье (у поселков Красная Горка и Сосновка Шарангского р-на); *Sanicula europaea* L., был встречен в прошлые годы в Нижнем Новгороде (Марьина роща и Слуда), около с. Дуденево Богородского р-на; *Galeobdolon luteum* Huds., в прошлом был собран у д. Уткино Борского р-на, между деревнями Комарово и Митюшино Ветлужского р-на, в недавнее время найден у поселков Красная Горка и Сосновка Шарангского р-на и у д. Рыльково Сосновского р-на.

Реликтами атлантического времени многие авторы считают виды водной флоры: *Trapa natans* L., произрастает в Пустынских озерах Арзамасского р-на, в озерах Витерево, Подборнское, Пошма и Рожно Выксунского р-на, в устье р. Теши (притока р. Оки) в Навашинском р-не, в заливе р. Оки у пристани Вареж Павловского р-на, в прошлом встречался по р. Теше в Шатковском р-не, по р. Узоле в Городецком р-не; *Salvinia natans* (L.) All., встречается в пойменных озерах и заводях рек Волги, Керженец, Ветлуги и ее притоков — Усты и Линды, в 6 районах области — Борском, Кстовском, Лысковском, Воротынском, Краснобаковском и Воскресенском, в озерах торфяных карьеров у г. Ворсмы, в прошлом указывался в Велетьминском затоне по р. Оке и в Пырском оз.; *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ., известен из правобережной части области (озера Большое Унзово и Киркидеево Сосновского р-на, Пустынские озера, р. Волга у Нижнего Новгорода) и из междуречья Волги и Оки (водохранилище-охладитель Балахнинской электростанции).

Интересной особенностью флоры области является присутствие в ее составе эндемичного вида *Chamaecytisus zingeri* (Nenuk. ex Litv.) Klásková. Описанный с песчаных пустырей Дзержинских боров (Балахнинская низина), он известен только из немногих местообитаний близ впадения Оки в Волгу (Флора..., 1987).

Более чем тысячелетняя земледельческая культура человека на территории области наложила свой отпечаток на ее флору. В нижегородской флоре содержится не менее 130 заносных видов (Лукина, 1989). Многие адвентивные растения настолько прочно вошли в состав флоры области, что в настоящее время трудно определить, занесены ли они человеком или это естественные мигранты, расширяющие свой ареал.

Рассмотренные особенности флоры Нижегородской обл. имеют значение для организации охраны редких и исчезающих видов растений и редких растительных сообществ этой территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверкиев Д. С. Определитель растений Горьковской области. Горький, 1938. 358 с.

Аверкиев Д. С. Степной элемент во флоре Горьковской области и некоторые замечания к вопросу истории степей нашего Союза // Уч. зап. Горьковск. гос. ун-та. 1949. Вып. 14. С. 113—126.

Аверкиев Д. С. История развития растительного покрова Горьковской области и ее ботанико-географическое деление // Уч. зап. Горьковск. гос. ун-та. 1954. Вып. 15. С. 119—136.

Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д. Определитель растений Горьковской области. 2-е изд. Горький, 1985. 320 с.

Алехин В. В. Объяснительная записка к геоботаническим картам (современной и восстановленной) бывшей Нижегородской губернии (в м. 1 : 500 000). Л., 1935. 67 с.

Баканина Ф. М., Лукина Е. В., Насонова Н. И., Селивановская Т. П., Смирнова А. Д. Заповедные места Нижегородской области. Нижний Новгород, 1991. 191 с.

Лукина Е. В. К изучению водной и прибрежной флоры Балахнинского и Дзержинского районов Горьковской области // Матер. II Совещ. по флоре и растительности Окско-Клязьминского междуречья. М., 1973. С. 33—36.

Лукина Е. В. Растительный покров некоторых озер Балахнинской низменности // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. Горький, 1982а. С. 64—68.

Лукина Е. В. Озера — памятники природы. Горький, 1982б. 37 с.

Лукина Е. В. О редких и новых растениях Горьковской области и прилегающих к ней территорий // Состояние и перспективы исследований флоры средней полосы европейской части СССР. М., 1984. С. 36—38.

Лукина Е. В. Об адвентивных видах флоры Горьковской области // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 42—44.

Назаров М. И. Дополнения к флоре восточной части Владимирской губернии // Работы Окской биологической станции. 1928. Т. 5. Вып. 2-3. С. 161—168.

Определитель растений Мещеры. Ч. I / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. 240 с.

Смирнова А. Д. *Asplenium viride* Husb. в Горьковском крае // Зап. Горьковск. отд. МОИП. Горький, 1936. Вып. 1. С. 19—28.

Смирнова А. Д. О новом местонахождении полушника иглистого в Горьковской области // Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов Горьковского Поволжья. Горький, 1975. С. 73—79.

Смирнова А. Д., Никитина И. Г. Новое во флоре и распространении водных растений в Горьковской области // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 354—356.

Смирнова А. Д., Лукина Е. В. *Betula nana* L. в Горьковской области // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 4. С. 547—550.

Станков С. С. Очерки физической географии Горьковской области. Горький, 1951. 272 с.

Флора европейской части СССР. Т. 6. Л., 1987. 254 с.

Нижегородский университет

Получено 9 XI 1993

SUMMARY

The results of the long-term investigations of the flora of Nizhegorodsky region are briefly summarized.

УДК 581.9(571.651)

© 1994

Т. М. Королева-Заславская

ФЛОРА БАССЕЙНА РЕКИ МАЧВАВААМ (АНЮЙСКОЕ НАГОРЬЕ, ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА)

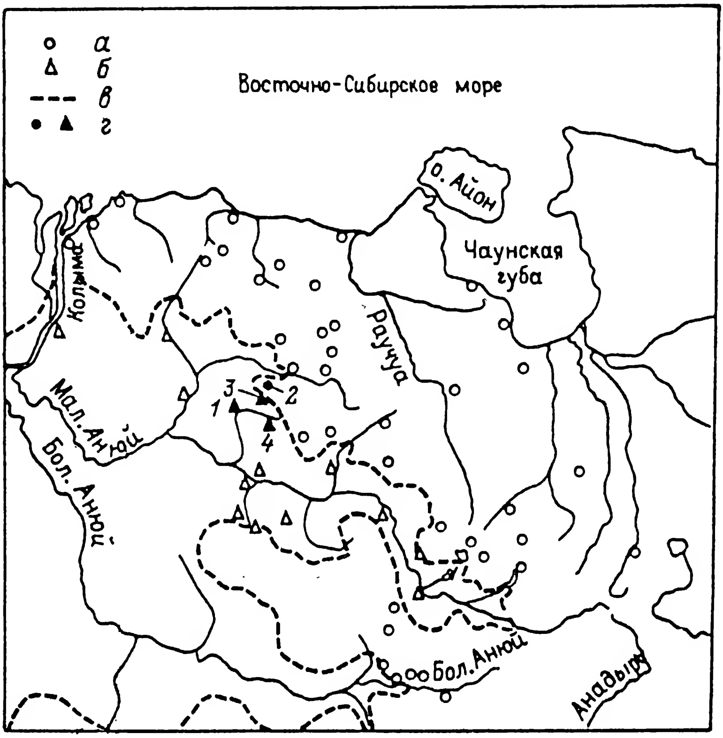
T. M. KOROLYEVA-ZASLAVSKAYA. FLORA OF THE MACHVAVAAM RIVER BASIN (ANYUI HIGHLAND, WESTERN CHUKOTKA)

Приведен и проанализирован состав региональной флоры бассейна р. Мачваваам — правого среднего притока р. Малый Анюй, расположенного у северной границы леса в полосе горной лесотундры. Во флоре насчитывается 360 видов, относящихся к 52 семействам и 146 родам. На основе изучения четырех локальных (конкретных) флор, составляющих региональную флору бассейна р. Мачваваам (БРМ), сделаны выводы о дифференциации и особенностях этой флоры, о наличии границы между Арктической и Бореальной флористическими областями в пределах территории данного района.

В ходе ботанико-географического изучения Анюйского нагорья автор в составе небольшого отряда Полярной экспедиции БИН АН СССР провела в 1978 г. изучение флоры в четырех пунктах в бассейне среднего и верхнего течения р. Мачваваам на территории общей площадью около 1500 км^2. Три локальные флоры (ЛФ) выявлены на территориях, которые имеют общие границы, но резко различаются по рельефу и растительности. Исследования проводились методом конкретных (локальных) флор (Толмачев, 1974, 1976) в следующих пунктах (см. рисунок).

1. ЛФ «Янранайвеем». Район устья р. Янранайвеем — правого среднего притока р. Мачваваам — представляет собой холмисто-низкогорную облесенную местность, включающую в себя часть крупной долины р. Мачваваам с широкими меандрами и обширными галечниками. Абсолютные высоты — от 200 м в пойме реки до 500—600 м на вершинах гор. Из горных пород на территории преобладают триасовые песчаники, сланцы, алевролиты с дайками диорито-порфиров и сиенито-диоритовых порфиритов. Склоны водоразделов облесены до верхней трети их высоты, участки лиственничных редколесий чередуются на склонах с обширными участками щебнистых и каменистых разнотравных и кустарничковых тундр.

2. ЛФ «Кикуквеем». Район верховий р. Кикуквеем — левого верхнего притока р. Погынден. Горно-тундровая территория (абсолютные высоты колеблются от 300 до 1000 м) включает в себя северные и западные отроги крупного горного узла — горы Раздельной (1073 м над ур. м.) — гранитного массива с альпинотипным рельефом и обилием ледниковых форм («висячих» долин, цирков, ущелий, глыбистых россыпей, имеются обширные наледи и небольшие ледники (в цирках)). Из горных пород преобладают раннемеловые граниты, встречаются триасовые песчаники, сланцы и габбро-диабазы (гора Утес). Щебнистые склоны гор в основном незадернованы, с обилием полос стока, заселенных разнотравными и разнотравно-кустарничковыми моховыми тундрами. Единично встречаются небольшие угнетенные деревца лиственницы. Преобладают щебнистые кустарничковые и травяно-кустарничковые тундры.



Картосхема расположения исследованных пунктов в бассейне р. Мачваваам.

Пункты, в которых проводились флористические исследования: *а* — тундровая, *б* — лесотундровая части Анюйского нагорья; *в* — граница леса (лиственничных редколесий); *г* — пункты, в которых изучены локальные флоры: *1* — ЛФ «Янранайвеем», *2* — ЛФ «Кикуквеем», *3* — ЛФ «Прозрачный», *4* — ЛФ «Такайкувеем».

3. ЛФ «Прозрачный». Территория локальной флоры охватывает южные и восточные отроги горы Раздельной, массив горы Прозрачной, гору Беличью (627 м над ур. м.), бассейны ручьев Иргунейвеем, Раздельный, Ольховый. Лесотундровая местность с широкими безлесными долинами ручьев, обилием заболоченных шлейфов сопок. Небольшие островки редколесий встречаются на теплых склонах на высоте до 500 м над ур. м. Абсолютные высоты колеблются от 300 до 1549 м (пик на южном отроге горы Раздельной). Из горных пород на территории преобладают верхнетриасовые песчаники, алевролиты, сланцы с интрузиями позднемеловых гранитов (гора Беличья), сиенито-диоритов и диоритов (гора Прозрачная). Распространены травяно-кустарничковые моховые и травяно-кустарниковые моховые тундры.

4. ЛФ «Такайкувеем». Район верховий р. Такайкувеем — левого среднего притока р. Мачваваам — охватывает бассейн и долину верхнего течения р. Мачваваам, бассейн ручья Пятнистого. Рельеф низкогорно-холмистый, водоразделы сглаженные, с пологими склонами и длинными заболоченными шлейфами. Лиственничные редколесья поднимаются до высот 500—600 м, в долинах ручьев встречаются участки редкостойных лесов с крупноствольными лиственницами. Из горных пород распространены триасовые песчаники и алевролиты с дайками порфиров, диоритовых порфиритов и сиенито-диоритовых порфиритов. По территории проходит мощная зона дробления гидротермального изменения. Абсолютные высоты колеблются от 300 до 800 м. Преобладают кустарниково-моховые и лишайниково-кустарничковые лиственничные редколесья, щебнистые кустарничковые (в основном дриадовые) тундры на открытых вершинах водоразделов, расположенных здесь кулисообразными грядами.

Согласно схеме геоботанического районирования (Колесников, 1963), территория изученной флоры входит в состав Восточносибирской подобласти светлохвойных лесов Евразиатской таежной области и расположена у ее северной границы. Действительно, в трех изученных ЛФ лесные сообщества занимают довольно большие площади и представлены в основном лишайниково- и мохово-кустарничковыми, реже кустарниково-моховыми лиственничными редколесьями. Кроме того, в пределах ЛФ «Янранайвеем» встречаются пойменные лиственничные леса, чозениевые и ивовые рощи. Подобные сообщества подробно описаны в работе Ф. С. Леонтьева (1947).

Наиболее разнообразны и флористически богаты тундровые сообщества, среди которых преобладают различные варианты щебнистых дриадовых и ивковых тундр, типичные для территории тундровой зоны Анюйского нагорья и описанные автором в отдельной работе (Заславская, 1989). Здесь также распространены ерниковые и ивовые кустарниковые тундры, осоково-дриадовые и смешаннокустарничково-дриадовые тундры, кочкарные пушицевые и редкотравные тундры. Кустарниковые сообщества представлены в основном пойменными ивняками из *Salix anadyrensis, S. schwerinii, S. krylovii, S. saxatilis* и ерниками из *Betula middendorffii*, зарослями кедрового стланика, который иногда образует чистые заросли на склонах сопок. Приснежниковые луга встречаются только в двух ЛФ — «Кикуквеем» и «Прозрачный», а пойменные луга — только в ЛФ «Янранайвеем» и «Такайкувеем».

В табл. 1 приведен сводный список четырех ЛФ, составляющих региональную флору бассейна р. Мачваваам (БРМ). В списке семейства и роды расположены по системе Энглера, виды — в алфавитном порядке. Названия видов приводятся в соответствии с «Обзором географического распространения...» (Юрцев и др., 1979), «Арктической флорой СССР», т. 7—10 (1979—1987) и сводкой С. К. Черепанова (1981).

Следует отметить, что видовой состав региональной флоры БРМ был выявлен очень детально, так как для исследований предпринимались не только обычные пешеходные маршруты из одной базовой точки (а в данном случае в каждой ЛФ — из двух-четырех базовых точек), но и маршруты на вездеходах по всей территории флоры (т. е. обследованы все 1500 км^2). За пределами локальных флор не обнаружено ни одного дополнительного вида. Таким образом, можно считать, что состав сосудистых растений этой территории выявлен с высокой степенью полноты.

Анализ видового состава четырех исследованных ЛФ показывает значительное сходство трех ЛФ из более высокогорной части района и их общее отличие от ЛФ «Янранайвеем» из смежной низкогорной территории. Эти сходства и различия выражаются прежде всего в наличии или отсутствии целых серий видов. Только в ЛФ «Янранайвеем» отмечены такие бореальные виды, как *Gymnocarpium continentale, Equisetum fluviatile, Alopecurus aequalis, A. glaucus, Roegneria confusa, Carex appendiculata, C. bonanzensis, C. rostrata, C. tenuiflora, Juncus brachyspathus, Populus suaveolens, Chosenia arbutifolia, Salix udensis, Urtica angustifolia, Caltha natans, Spiraea salicifolia, Lathyrus palustris, Trientalis europaea, Menyanthes trifoliata, Castilleja rubra, Utricularia intermedia* и др. В то же время в ЛФ «Янранайвеем» отсутствуют отмеченные в каждой из трех других ЛФ метаарктические и арктоальпийские виды: *Festuca hyperborea, Eriophorum triste, Carex melanocarpa, C. tripartita, Juncus biglumis, Tofieldia coccinea, Salix phlebophylla, S. polaris, S reticulata, Gastrolychnis apetala, Ranunculus nivalis, Thalictrum alpinum, Eutrema edwardsii, Cardamine bellidifolia, Draba nivalis, D. pseudopilosa, Saxifraga punctata, S. tenuis, Potentilla elegans, P. uniflora, Androsace ochotensis, Pedicularis adamsii, P. amoena, P. oederi, Petasites glacialis, Arnica frigida, Senecio frigidus, Saussurea tilesii, Taraxacum sibiricum* и др. Подчеркнем, что в каждой из четырех изученных ЛФ выявлены виды, не встречающиеся в остальных трех ЛФ. Так, в ЛФ «Янранайвеем»

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав локальных флор бассейна р. Мачваваам

Виды	Локальные флоры			
	«Янранайвеем»	«Кикуквеем»	«Прозрачный»	«Такайкувеем»
Woodsia glabella R. Br.	+	+	—	—
W. ilvensis (L.) R. Br.	—	+	+	—
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	+	+	—	+
Gymnocarpium continentale (Petr.) Pojark.	+	—	—	—
Dryopteris fragrans (L.) Schott	+	+	+	+
Botrychium lunaria (L.) Sw.	+	—	—	—
Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	+	+	+	+
E. fluviatile L.	+	—	—	—
E. scirpoides Michx.	+	—	+	+
Lycopodium selago L. subsp. *arcticum* (Crossh.) Tolm.	+	+	+	+
Selaginella sibirica (Milde) Hieron	+	+	+	+
Larix cajanderi Mayr	+	+	+	+
Pinus pumila (Pall.) Regel	+	+	+	+
Juniperus sibirica Burgsd.	+	+	+	—
Sparganium hyperboreum Laest.	—	+	+	—
S. minimum Hill.	+	+	—	—
Potamogeton subsibiricus Hagstr.	+	—	—	—
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	+	+	+	+
Alopecurus aequalis Sobol. subsp. *aristulatus* (Michx) Tzvel.	+	—	—	—
A. alpinus Smith	+	+	+	+
A. glaucus Less.	+	—	—	—
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal.	+	+	+	+
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	+	+	—	+
Agrostis anadyrensis Socz.	+	+	+	+
A. vinealis Schreb. subsp. *kudoi* (Honda) Tzvel.	—	+	+	—
Calamagrostis holmii Lange	+	+	+	+
C. langsdorffii (Link.) Trin.	+	—	—	—
C. lapponica (Wahl.) C. Hartm.	+	+	+	+
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	—	—	+	+
C. purpurascens R. Br.	+	+	+	+
C. purpurea (Trin.) Trin.	+	+	+	+
Trisetum molle (Michx.) Kunth	+	—	+	+
T. spicatum (L.) Richt. s. str.	+	+	+	+
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern.	+	—	—	—
Poa alpigena (Blytt) Lindm. s. str.	—	+	—	—
P. arctica R. Br.	+	+	+	+
P. glauca Vahl s. l.	+	+	+	+
P. malacantha Kom.	—	+	—	—
P. nemoralis L.	—	—	—	+
P. paucispicula Scribn. et Merr.	—	+	+	+
P. palustris L.	+	—	—	—
P. pratensis L.	+	—	+	+
P. pseudoabbreviata Roshev.	—	—	+	—
P. sibirica Roshev.	—	+	+	+
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	+	+	—	—
Festuca altaica Trin.	+	+	+	+
F. auriculata Drob.	+	—	+	+
F. brachyphylla Schult. et Schult. f.	+	+	+	+
F. hyperborea Holmen	—	+	+	+
F. lenensis Drob.	—	+	—	—
Bromus pumpellianus Scribn.	+	+	—	+
Roegneria borealis (Turcz.) Nevski	—	—	—	+
R. confusa (Roshev.) Nevski	+	—	—	—
R. kronokensis (Kom.) Tzvel.	—	—	—	+
R. macroura (Turcz.) Nevski	+	+	—	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Локальные флоры			
	«Янранайвеем»	«Кикуквеем»	«Прозрачный»	«Такайкувеем»
Roegneria scandica Nevski	—	—	—	+
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	+	—	+	+
Eriophorum brachyantherum Trautv. et C. A. Mey.	+	—	—	—
E. callitrix Cham. ex C. A. Mey.	—	+	+	—
E. medium Anderss.	+	—	+	—
E. polystachyon L.	+	+	+	+
E. russeolum Fries	+	—	+	—
E. scheuchzeri Hoppe	+	+	—	+
E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Lõve	—	+	+	+
E. vaginatum L.	+	+	+	+
Eleocharis acicularis (L.)	+	—	—	—
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.	—	+	+	+
Carex appendiculata (Trautv. et C. A. Mey) Kük.	+	—	—	—
C. aquatilis Wahl.	+	—	+	—
C. atrofusca Schkuhr	—	+	—	—
C. bonanzensis Britt.	+	—	—	—
C. chordorrhiza Ehrh.	+	—	—	—
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	+	+	+	+
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	—	+	+	+
C. globularis L.	+	—	+	+
C. gynocrates Wormsk.	—	+	—	—
C. holostoma Drej.	—	—	+	—
C. lapponica O. Lange	+	—	—	—
C. lugens H. T. Holm.	+	+	+	+
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	—	+	+	+
C. misandra R. Br.	—	+	+	+
C. norvegica Retz.	+	—	+	—
C. obtusata Liljebl.	—	+	+	—
C. pediformis C. A. Mey.	+	+	—	—
C. podocarpa R. Br.	—	+	+	+
C. rostrata Stokes	+	—	—	—
C. rotundata Wahlenb.	—	+	+	—
C. rupestris Bell. ex All.	—	+	+	+
C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	+	+	+	+
C. scirpoidea Michx.	—	+	+	+
C. stans Drej. (= *C. concolor* R. Br.)	+	+	+	+
C. tenuiflora Wahlenb.	+	—	—	—
C. tripartita All.	—	+	+	+
C. vaginata Tausch. subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch.	+	+	+	+
C. williamsii Britt.	+	+	+	+
Juncus biglumis L.	—	+	+	+
J. brachyspathus Maxim.	+	—	—	—
J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz.	—	+	—	+
J. triglumis L.	—	+	+	+
Luzula confusa Lindb.	+	+	+	+
L. multiflora (Retz.) Lej. subsp. *kjellmanniana* (Miyabe et Kudo) Tolm.	+	+	+	+
L. multiflora subsp. *sibirica* V. Krecz.	—	—	+	—
L. nivalis (Laest.) Spreng.	+	+	+	+
L. parviflora (Ehrh.) Desv. s. str.	—	+	—	+
L. rufescens Fisch.	+	+	+	+
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	—	+	+	+
L. wahlenbergii Rupr.	+	—	—	—
Tofieldia coccinea Richards.	—	+	+	+
Veratrum oxysepalum Turcz.	+	+	+	+
Allium strictum Schrad.	+	+	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Локальные флоры			
	«Янранайвеем»	«Кикуквеем»	«Прозрачный»	«Такайкувеем»
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	—	+	+	—
Smilacina trifolia (L.) Desf.	+	—	+	—
Populus suaveolens Fisch.	+	—	—	—
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	+	—	—	—
Salix anadyrensis Flod.	+	—	+	+
S. bebbiana Sarg.	+	+	+	—
S. boganidensis Trautv.	+	+	—	+
S. fuscescens Anderss.	+	+	+	—
S. glauca L.	+	+	+	+
S. hastata L.	+	—	+	+
S. krylovii E. Wolf	+	+	+	+
S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	—	+	—	+
S. myrtilloides L.	+	+	+	+
S. phlebophylla Anderss.	—	+	+	+
S. polaris Wahlenb.	—	+	+	+
S. pulchra Cham. s. str.	+	+	+	+
S. recurvigemmis A. Skvorts.	—	+	—	+
S. reticulata L.	—	+	+	+
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	+	+	+	+
S. schwerinii E. Wolf	+	+	+	+
S. sphenophylla A. Skvorts.	+	+	+	+
S. tschuktschorum A. Skvorts.	—	+	+	+
S. udensis Trautv. et C. A. Mey.	+	—	—	—
Betula exilis Sukacz.	+	+	+	+
B. middendorffii Trautv. et C. A. Mey.	+	+	+	+
Alnus fruticosa Rupr.	+	+	+	+
Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem.	+	—	—	—
Oxyria digyna (L.) Hill	—	+	+	+
Rumex arcticus Trautv.	—	—	+	—
R. sibiricus Hult.	+	—	—	—
Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	—	+	+	+
P. humifusum Pall.	+	—	—	—
P. laxmannii Lepech.	—	+	+	—
P. tripterocarpum A. Gray	+	+	+	+
P. viviparum L.	+	+	+	+
Chenopodium karoi (Murr) Aellen	+	—	—	—
Claytonia acutifolia Pall. ex Roem. et Schult.	—	+	+	+
Stellaria ciliatosepala Trautv.	+	+	+	+
S. crassifolia Ehrh.	+	—	—	—
S. *fischeriana* Sér.	—	+	+	—
S. monantha Hult.	+	—	—	—
S. peduncularis Bunge	+	—	+	+
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. s. str.	—	+	—	—
Minuartia biflora (L.) Schinz. et Thell.	+	—	—	—
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	—	+	+	—
M. obtusiloba (Rydb.) Hause s. l.	+	+	+	+
M. rubella (Wahlenb.) Hiern.	—	+	+	+
M. stricta (Sw.) Hiern.	—	+	—	+
Arenaria capillaris Poir.	—	+	+	+
A. tschuktschorum Regel	+	+	+	+
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	+	+	+	+
Wilhelmsia physodes (Sér.) McNeil	+	—	—	—
Silene stenophylla Ledeb.	—	+	+	+
S. repens Patr.	—	+	+	+
Gastrolychnis affinis (J. Vahl) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Локальные флоры			
	«Янранайвеем»	«Кикуквеем»	«Прозрачный»	«Такайкувеем»
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhan.	—	+	+	+
Dianthus repens Willd.	+	+	+	+
Caltha arctica R. Br.	+	+	+	+
C. natans Pall. ex Georgi	+	—	—	—
Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp.	—	+	+	—
D. middendorffii Trautv.	—	+	+	+
Aconitum productum Reichenb.	+	+	+	+
Anemone richardsonii Hook.	—	+	+	+
A. sibirica L.	—	+	+	+
Pulsatilla dahurica (Fisch. ex DC.) Spreng.	+	+	—	+
P. multifida (G. Pritz.) Juz.	+	+	+	+
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge	—	+	—	—
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm.	—	+	—	—
Ranunculus affinis R. Br.	—	+	+	+
R. gmelinii DC.	+	+	+	—
R. lapponicus L.	+	+	—	+
R. nivalis L.	—	+	+	+
R. pallasii Schlecht.	+	—	—	—
R. pygmaeus Wahlenb.	—	+	+	—
R. reptans L.	+	—	—	—
R. sulphureus C. J. Phipps	—	+	+	—
Thalictrum alpinum L.	—	+	+	+
Papaver anjuicum Tolm.	+	+	—	+
P. microcarpum DC. subsp. *czekanowskii* (Tolm.) Tolm.	—	+	+	—
P. lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm.	+	—	—	—
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	—	+	—	+
Corydalis arctica M. Pop.	—	+	+	+
C. sibirica (L. f.) Pers.	+	+	—	+
Eutrema edwardsii R. Br.	—	+	+	+
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz	—	—	+	+
Erysimum hieracifolium L.	+	—	—	—
E. pallasii (Pursh) Fern.	+	+	—	+
Barbarea orthoceras Ledeb.	+	—	—	—
Rorippa barbareifolia (DC.) Kitagawa	+	—	—	—
R. palustris (L.) Besser	+	—	—	—
Cardamine bellidifolia L.	—	+	+	+
C. hyperborea O. E. Schulz	—	+	—	—
C. pratensis L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz	+	—	—	—
Arabis umbrosa Turcz.	+	—	—	—
Parrya nudicaulis (L.) Regel	+	+	+	+
Ermania parryoides Cham.	—	+	+	—
Draba cinerea Adams	+	—	+	—
D. fladnizensis Wulfen	—	+	+	+
D. hirta L. s. l.	+	+	+	+
D. lonchocarpa Rydb.	—	+	—	—
D. nivalis Liljebl.	—	+	+	+
D. parvisiliquosa Tolm.	—	+	+	+
D. pauciflora R. Br.	—	+	—	+
D. pilosa DC.	—	—	—	+
D. pseudopilosa Pohle	—	+	+	+
Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv. et Mey.	+	+	+	+
Saxifraga cernua L.	+	+	+	+
S. eschscholtzii Sternb.	—	+	—	—
S. foliolosa R. Br.	—	+	+	—
S. funstonii (Small) Fedde	+	+	+	+
S. dahurica Willd. s. str. (= *S. grandipetala* (Engl. et Irmsch.) Losinsk.)	—	+	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Локальные флоры			
	«Янранайвеем»	«Кикуквеем»	«Прозрачный»	«Такайкувеем»
Saxifraga hieracifolia Waldst. et Kitag.	+	+	+	+
S. hirculus L.	—	+	—	+
S. hyperborea R. Br.	—	+	+	+
S. nelsoniana D. Don	+	+	+	+
S. nivalis L.	+	+	+	+
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky	—	+	—	+
S. punctata L. (= *S. redowskiana* C. A. Mey.)	—	+	+	+
S. radiata Small	+	+	+	+
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	—	+	+	+
Chrysosplenium alternifolium L. subsp. *arctomontanum* Petrovsky	—	+	—	—
Ch. alternifolium subsp. *sibiricum* (Sér.) Hult.	+	+	—	+
Ch. tetrandrum (Lund) Th. Fries	+	—	—	—
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	—	+	—	—
P. palustris L. subsp. *neogaea* (Fern.) Hult.	+	—	—	+
Ribes triste Pall.	+	+	+	+
Spiraea beauverdiana Schneid.	+	+	+	+
S. salicifolia L.	+	—	—	—
Rubus arcticus L.	+	+	+	+
R. chamaemorus L.	+	+	+	+
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwartz	+	—	—	—
Comarum palustre L.	+	+	—	—
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz.	+	—	+	+
P. crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz.	+	+	+	+
P. elegans Cham. et Schlecht.	—	+	+	+
P. hyparctica Malte	—	—	+	—
P. nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz.	—	+	—	—
P. stipularis L.	+	+	+	+
P. tschukotica Jurtz. et Petrovsky	—	+	+	+
P. uniflora Ledeb.	—	+	+	+
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	—	+	—	+
Dryas punctata Juz. s. str.	+	—	+	+
Sanguisorba officinalis L.	+	+	+	+
Rosa acicularis Lindl.	+	+	+	+
Astragalus alpinus L. s. str.	+	+	—	+
A. frigidus (L.) A. Gray subsp. *parviflorus* (Turcz.) Hult.	+	+	+	+
A. kolymensis Jurtz.	—	+	—	+
A. schelichovii Turcz.	+	+	+	+
A. tugarinowii Basil.	—	+	—	—
A. umbellatus Bunge	—	+	—	—
Oxytropis czukotica Jurtz.	—	+	+	+
O. mertensiana Turcz.	—	+	+	—
O. ochotensis Bunge	—	+	+	+
O. vassilczenkoi Jurtz. s. str.	+	+	+	—
O. vasskovskyi Jurtz.	—	—	—	+
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz. et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz.	+	+	+	+
Lathyrus palustris L. subsp. *pilosus* (Cham) Hult.	+	—	—	—
Callitriche palustris L.	+	—	—	—
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	+	+	+	+
Viola epipsiloides A. et D. Löve	—	+	+	+
Epilobium davuricum Fisch.	+	—	—	+
E. palustre L.	+	—	+	—
Chamerion angustifolium (L.) Holub	+	+	+	+
Ch. latifolium (L.) Holub	+	+	+	+
Hippuris vulgaris L.	+	+	+	—
Bupleurum triradiatum Adams ex Hoffm.	—	—	—	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Локальные флоры			
	«Янранайвеем»	«Кикуквеем»	«Прозрачный»	«Такайкувеем»
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.	+	—	+	+
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb.	—	+	+	+
Pyrola grandiflora Radius	+	+	+	+
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	+	+	+	+
Ledum decumbens (Ait.) Lodd ex Steud.	+	+	+	+
Cassiope tetragona (L.) D. Don	+	+	+	+
Andromeda polifolia L. subsp. *pumila* V. Vinograd.	—	+	+	+
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	+	—	—	—
Arctous alpina (L.) Niedenzu	+	+	+	+
A. erythrocarpa Small	+	+	+	+
Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	+	+	+	+
V. uliginosum L. subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.	+	+	+	+
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	+	+	+	+
Trientalis europaea L. s. str.	+	—	—	—
Androsace chamaejasme Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobkov	—	+	+	+
A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.	—	+	+	+
A. septentrionalis L.	+	+	+	+
Gentiana algida Pall.	—	+	+	—
G. barbata Froel.	—	—	+	—
G. glauca Pall.	+	+	+	+
G. tenella Rottb.	—	—	+	+
Menyanthes trifoliata L.	+	—	—	—
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	+	+	+	+
P. boreale Adams	+	—	—	—
Phlox sibirica L.	—	+	—	—
Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk.	—	+	+	+
Eritrichium tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky	—	+	—	—
Dracocephalum palmatum Steph. ex Willd.	+	+	+	+
Thymus oxyodontus Klok.	+	—	—	—
Lagotis glauca Gaertn. subsp. *minor* (Willd.) Hult.	—	+	+	+
Castilleja rubra (Drob.) Rebr.	+	—	—	—
C. jukonis Pennell	—	+	—	—
Pedicularis adamsii Hult.	—	+	+	+
P. amoena Adams ex Stev.	—	+	+	+
P. labradorica Wirsing	+	+	+	+
P. lapponica L.	+	+	+	+
P. oederi Vahl	—	+	+	+
P. sceptrum-carolinum L.	+	+	—	—
P. sudetica Willd. subsp. *albolabiata* Hult.	—	+	—	—
P. sudetica subsp. *gymnostachya* (Trautv.) Jurtz.	+	+	—	+
P. sudetica subsp. *interioides* Hult.	—	+	—	—
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	+	—	—	—
Pinguicula villosa L.	+	+	+	+
Utricularia intermedia Hayne	+	—	—	—
Galium boreale L.	+	+	+	+
G. trifidum L.	+	—	—	—
Linnaea borealis. Gronov. ex L.	+	+	+	—
Adoxa moschatellina L.	+	—	+	+
Valeriana capitata Pall. ex Link	+	+	+	+
Aster alpinus L.	—	+	+	+
A. sibiricus L.	+	—	—	—
Erigeron acris L. (*E. politus* Fries)	+	+	+	+
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman	+	+	+	+
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	+	+	+	+
Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov	+	+	+	+
A. glomerata Ledeb.	—	+	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Локальные флоры			
	«Янранайвеем»	«Кикуквеем»	«Прозрачный»	«Такайкувеем»
Artemisia furcata Bieb.	—	+	+	+
A. kruhsiana Bess. s. str.	+	+	—	+
A. tilesii Ledeb.	+	—	—	+
Petasites frigidus (L.) Fries	+	+	+	+
P. glacialis (Ledeb.) Polunin	—	+	+	+
P. sibiricus (J. F. Gmelin) Dingwall	+	+	+	+
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	—	+	+	+
A. iljinii (Maguire) Jljin	+	+	+	+
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	—	+	+	+
S. congestus (R. Br.) DC.	+	—	+	+
S. frigidus (Richards.) Less.	—	+	+	+
S. integrifolius (L.) Clairv.	—	+	—	—
S. resedifolius Less.	—	+	+	+
S. tundricola Tolm.	—	+	+	+
Saussurea oxyodontha Hult.	—	+	+	+
S. schanginiana (Wydl.) Fisch. ex Herd.	—	+	—	—
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb.	—	+	+	+
Lactuca sibirica (L.) Benth. ex Maxim.	+	+	—	—
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst.	—	—	—	+
T. alaskanum Rydb.	—	+	+	—
T. jurtzevii Tzvel.	—	+	+	—
T. lateritium Dahlst.	—	+	+	—
T. longicorne Dahlst.	+	—	—	—
T. korjakorum Chark. et Tzvel.	+	+	+	+
T. sibiricum Dahlst.	—	+	+	+
T. zhukovae Tzvel.	—	+	+	—
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	—	+	+	—
C. nana Richards.	+	—	+	—

таких видов 55, в ЛФ «Кикуквеем» — 23, в ЛФ «Прозрачный» — 6, в ЛФ «Такайкувеем» — 8.

Анализ таксономического спектра флоры БРМ и всех ЛФ (табл. 2) показал, что как по составу 10 ведущих семейств, так и по их роли эти спектры типичны для флор Западной Чукотки. Все локальные флоры очень сходны по составу ведущих семейств (изменения наблюдаются лишь на уровне 9—10 мест), но иногда различаются по числу видов в семействе. Так, в ЛФ «Янранайвеем» видов сем. *Asteraceae* в 2 раза меньше, чем во всех остальных ЛФ, резко сократилось число видов семейств *Ranunculaceae, Saxifragaceae*, что указывает на более южный характер этой флоры. Спектр наиболее богатых родов во флоре БРМ также является обычным для чукотских флор: *Carex* — 28 видов, *Salix* — 19, *Saxifraga* — 14, *Poa* — 10, *Pedicularis* — 9, *Eriophorum, Luzula, Ranunculus, Draba, Potentilla, Taraxacum* — по 8 видов в каждом.

При анализе соотношений долготно-географических фракций и групп (табл. 3) выявлена довольно обычная для флор лесотундровых районов нагорья картина: численно преобладают виды циркумполярной фракции, за ними следуют виды евразиатской фракции, затем виды амфиберингийской фракции, которых столько же или немного меньше. Такое соотношение характерно для флор Восточносибирской флористической провинции и пограничных с нею территорий. Следует отметить, что и в сводной флоре трех более близких между собой ЛФ (за исключением ЛФ «Янранайвеем») эти соотношения, как и в приведенной для сравнения тундровой ЛФ «Аттыквеем» (см.: Петровский,

ТАБЛИЦА 2

Спектры ведущих семейств в локальных и общей флорах бассейна р. Мачваваам (БРМ)

Семейства	Локальные флоры								Общая флора БРМ		Сводная флора трех ЛФ *	
	«Янранайвеем»		«Кикуквеем»		«Прозрачный»		«Такайкувеем»					
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Poaceae	27	12.7	24	9.2	23	9.7	28	12.4	40	11.1	31	10.2
Cyperaceae	23	10.8	24	9.2	26	11.0	19	8.4	38	10.6	30	9.8
Asteraceae	15	7.0	29	11.1	27	11.4	23	10.2	35	9.7	33	10.8
Brassicaceae	10	4.7	13	5.0	11	4.7	12	5.3	22	6.1	16	5.2
Salicaceae	15	7.0	16	6.1	15	6.4	16	7.1	21	5.8	18	5.9
Caryophyllaceae	10	4.7	15	5.7	14	5.9	13	5.8	20	5.6	16	5.2
Ranunculaceae	9	4.2	17	6.5	13	5.5	11	4.9	20	5.6	17	5.6
Rosaceae	12	5.6	13	5.0	13	5.5	14	6.2	18	5.0	17	5.6
Saxifragaceae	8	3.8	16	6.1	11	4.7	12	5.3	17	4.7	16	5.2
Fabaceae	—	—	11	4.2	—	—	—	—	13	3.6	12	3.9
Juncaceae	—	—	—	—	8	3.4	9	4.0	—	—	—	—
Scrophulariaceae	—	—	11	4.2	—	—	—	—	—	—	—	—
Ericaceae	8	3.8	—	—	8	3.4	—	—	—	—	—	—
Всего видов в 10 ведущих семействах	137	64.3	178	68.2	161	68.2	157	69.5	244	67.8	206	67.4
Всего видов во флоре	213		261		236		226		360		305	
Всего семейств во флоре	49		44		44		41		52		44	
Всего родов во флоре	123		114		106		105		146		138	
Всего семейств, представленных 1 видом	22	44.9	17	38.6	20	45.4	15	36.6	19	36.5	12	36.6

Примечание. Прочерк означает, что семейство занимает место ниже 10-го. * Здесь и в табл. 3 — сводная флора трех локальных флор, за исключением ЛФ «Янранайвеем».

ТАБЛИЦА 3

Соотношение географических элементов в локальных и общей флорах бассейна р. Мачваваам (БРМ)

Географические фракции	Географические группы	Локальные флоры								Общая флора БРМ		Сводная флора трех ЛФ *		«Аттык-веем» **	
		«Янранайвеем»		«Кикуквеем»		«Прозрачный»		«Такайкувеем»							
		число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
	Долготные элементы														
Циркумполярная	Циркумполярная	86	40.3	84	32.2	83	35.2	79	35.0	127	35.3	104	34.1	86	35.8
	Амфиокеаническая	1	0.5	—	—	—	—	—	—	1	0.3	—	—	—	—
	Всего во фракции	87	40.8	84	32.2	83	35.2	79	35.0	128	35.6	104	34.1	86	35.8
Евразиатская	Евразиатская	11	5.2	10	3.8	7	3.0	9	4.0	16	4.4	14	4.6	7	2.9
	Сибирская	7	3.3	11	4.2	12	5.1	9	4.0	14	3.9	9	2.9	9	3.8
	Восточносибирская	24	11.3	33	12.6	25	10.5	25	11.0	42	11.7	35	11.5	31	12.9
	Чукотско-охотская	6	2.8	14	5.4	8	3.4	12	5.3	17	4.7	17	5.6	8	3.3
	Всего во фракции	48	22.5	68	26.0	52	22.0	55	24.3	89	24.7	75	24.6	55	22.9
Преимущественно евразиатская	Евразиатско-западноамериканская	15	7.0	20	7.7	19	8.0	16	7.1	26	7.2	21	6.9	13	5.4
	Сибирско-западноамериканская	10	4.7	16	6.1	17	7.2	12	5.3	21	5.8	20	7.6	17	7.1
	Всего во фракции	25	11.7	36	13.8	36	15.2	28	12.4	47	13.0	41	13.5	30	12.5
Преимущественно американская	Восточносибирско-американская	11	5.2	10	3.8	9	3.9	8	3.5	16	4.4	13	4.3	10	4.2
	Чукотско-американская	1	0.5	1	0.4	—	—	—	—	2	0.6	2	0.8	—	—
	Чукотско-американо-европейская	—	—	2	0.8	2	0.8	2	0.9	3	0.9	2	0.6	1	0.4
	Всего во фракции	12	5.7	13	5.0	11	4.7	10	4.4	21	5.9	17	5.5	11	4.6
Амфиберингийская	Сибирско-американская	17	8.0	17	6.5	15	6.3	17	7.5	22	6.1	19	6.2	20	8.3
	Восточносибирско-западноамериканская	19	8.9	27	10.3	28	11.9	27	12.0	36	10.0	32	10.5	22	9.2
	Чукотско-западноамериканская	5	2.3	16	6.1	11	4.7	10	4.4	17	4.7	17	5.6	16	6.7
	Всего во фракции	41	19.2	60	23.0	54	22.9	54	23.9	75	20.8	68	22.3	58	24.2

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Географические фракции	Географические группы	Локальные флоры								Общая флора БРМ		Сводная флора трех ЛФ *		«Аттык-веем» **	
		«Янранайвеем»		«Кикуквеем»		«Прозрачный»		«Такайкувеем»							
		число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Широтные элементы															
Арктическая	Арктическая	6	2.8	14	5.4	9	3.8	11	4.9	15	4.2	14	4.6	14	5.8
	Метаарктическая	11	5.1	49	18.7	41	17.3	37	16.4	54	15.0	53	17.4	47	19.6
	Арктоальпийская	24	11.3	61	23.4	57	24.2	55	24.3	68	18.8	66	21.6	52	21.7
	Всего во фракции	41	19.2	124	47.5	107	45.3	103	45.6	137	38.0	133	43.6	113	47.1
Гипоарктическая	Гипоарктическая	33	15.5	29	11.1	28	11.9	27	11.9	47	13.1	40	13.1	24	10.0
	Гипоарктомонтанная	37	17.4	44	16.9	40	16.9	38	16.8	57	15.8	51	16.8	45	18.7
	Всего во фракции	70	32.9	73	28.0	68	28.8	65	28.7	104	28.9	91	29.8	69	28.7
Бореальная	Арктобореальная	53	24.9	47	18.0	42	17.8	40	17.7	65	18.1	58	19.0	37	15.4
	Бореальная	49	23.0	17	6.5	19	8.1	18	8.0	54	15.0	23	7.6	21	8.8
	Всего во фракции	102	47.9	64	24.5	61	25.9	58	25.7	119	33.1	81	26.6	58	24.5
	Всего видов во флорах	213		261		236		226		360		305		240	

Примечание. * См. примечание к табл. 2. ** Данные из работы В. В. Петровского, Т. В. Плиевой (1992). Эта локальная флора — ближайшая из изученных в Анюйском нагорье, расположена также в горной лесотундре.

Плиева, 1992), сохраняются. В соотношениях географических групп тенденции те же, но более резко выражены, а в двух ЛФ виды восточносибирско-западноамериканской группы даже более многочисленны, чем виды восточносибирской группы, что характерно уже для флор Чукотской флористической провинции. Наличие во всех ЛФ видов чукотско-охотской и чукотско-западноамериканской групп указывает на принадлежность этих флор к флорам Чукотской провинции. Незначительная роль видов этих групп характерна для ЛФ на западной окраине Чукотской провинции и в полосе горной лесотундры на северо-западе Анюйской провинции Бореальной области (Юрцев, 1974; Петровский, Королева, 1979; Петровский, Плиева, 1992).

Соотношения широтно-географических групп и фракций весьма различны в разных ЛФ. Формально все четыре ЛФ следует отнести к типу гипоарктических флор, поскольку ни в одной из них нет абсолютного преобладания видов арктической или бореальной фракции. Однако если три рассматриваемые ЛФ имеют примерно равные доли арктических и неарктических (т. е. гипоарктических и бореальных) видов, то в ЛФ «Янранайвеем» значительно преобладают неарктические виды. Таким образом, ЛФ «Кикуквеем», «Прозрачный» и «Такайкувеем» можно отнести к типу гипоарктических тундровых флор, а ЛФ «Янранайвеем» — к типу гипоарктических таежных. Общая флора бассейна р. Мачваваам также может быть определена как гипоарктическая таежная, а сводная флора трех ЛФ (за исключением ЛФ «Янранайвеем»), как и ЛФ «Аттыквеем», — как гипоарктическая тундровая. Учитывая вышесказанное, логично включить территорию ЛФ «Янранайвеем» в пределы Бореальной флористической области, а территории ЛФ «Кикуквеем», «Прозрачный» и «Такайкувеем» — в пределы Чукотской провинции Арктической флористической области. Таким образом, граница территории ЛФ «Янранайвеем» с территориями трех остальных локальных флор одновременно может рассматриваться и как граница флористических областей — Арктической и Бореальной, а более конкретно — как граница между Чукотской и Анюйской флористическими провинциями. В работе Б. А. Юрцева с соавт. («Арктическая флористическая область», 1978) территория изученной флоры не включена ни в пределы Арктической флористической области (цит. соч., с. 16), ни в пределы тундровой зоны (цит. соч., с. 17). Наши данные помогли уточнить местоположение границы между двумя флористическими областями и позволили сделать вывод, что только территория ЛФ «Янранайвеем» может быть оставлена в пределах Анюйской провинции Бореальной области, а территории трех остальных локальных флор целесообразно включить в пределы Чукотской провинции Арктической области.

При изучении серий или блоков смежных флор мы не впервые сталкиваемся со столь высокой степенью различия соседних локальных флор, поэтому возникает вопрос об их принадлежности к разным флористическим выделам.

Практика исследований показала, что в полосе горной лесотундры предпочтительно изучать не единичные эталонные локальные флоры, а целые серии или блоки смежных ЛФ. Приведенные далее данные являются подтверждением этого вывода.

Продолжая изучение некоторых количественных показателей региональных флор Анюйского нагорья, проанализируем уровень встречаемости видов в пределах данной региональной флоры БРМ. Число видов, встречающихся только в одной ЛФ, — 93 (25.8% от общей численности), в двух ЛФ — 58 (16.1%), в трех ЛФ — 107 (29.7%) и в четырех ЛФ — 102 (28.3%), т. е. бóльшую часть флоры БРМ составляют широко распространенные виды (58%); это свидетельствует о довольно высокой степени однородности состава флоры данной территории, что не характерно для большинства региональных флор Анюйского нагорья (Заславская, Петровский, 1989 : 176). Редкие виды составляют четвертую часть всего состава флоры БРМ, что наряду с наличием таких видов в каждой из четырех ЛФ указывает на существование значительной флористической дифференциации исследованной территории.

Анализируя степень выявленности видового состава региональной флоры, отметим, что при обследовании одной ЛФ выявляется 59—72% видов всей флоры БРМ, двух ЛФ – 61—88, трех ЛФ – 71—90%. Таким образом, достаточная для флористических сравнений полнота выявления видового состава региональной флоры обеспечивается лишь при обследовании не менее трех локальных флор (т. е. на площади не менее 900 км^2), что относится и ко всем другим региональным флорам Анюйского нагорья.

Работа выполнена при поддержке Фонда Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. 7—10 / Под ред. А. И. Толмачева, Б. А. Юрцева. Л., 1979—1987.

Заславская Т. М. Очерк растительности тундровой части Анюйского нагорья (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1634—1645.

Заславская Т. М., Петровский В. В. К флоре северных отрогов Анюйского хребта (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 163—183.

Колесников Б. П. Геоботаническое районирование Дальнего Востока и закономерности размещения его растительных ресурсов // Вопр. географии Дальнего Востока. Хабаровск, 1963. Вып. 6. С. 158—182.

Леонтьев Ф. С. Основные черты распределения растительности в полярной долине р. Омолона // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1947. Т. 52. Вып. 6. С. 63—73.

Петровский В. В., Королева Т. М. К флоре дельты р. Колымы // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 19—31.

Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре северо-западной части Анюйского нагорья // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 30—43.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1976. 196 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 160 с.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 1, 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74—83.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 31 I 1994

SUMMARY

Composition of regional flora of the Machvavaam river basin (right middle confluent of Malyi Anyui river) is analysed. This region is located in mountain forest-tundra, near the north boundary of taiga. The flora includes 360 species of 52 families and 146 genera. The study of four local floras which form regional one has shown the peculiarities and differentiation of the latter. This flora belongs to the type of Eastern-Siberian hypoarctic tundra's flora. The boundary between Arctic and Boreal floristic regions lies within this area.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.635.3 : 551.781.4(571.651)

© 1994

Л. Ю. Буданцев, Т. В. Гендельс, Л. И. Фотьянова

BROUSSONETIA (*MORACEAE*) В ВЕРХНЕЭОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

L. Yu. BUDANTSEV, T. V. GENDELS, L. I. FOTYANOVA. *BROUSSONETIA* (*MORACEAE*) IN THE UPPER EOCENE DEPOSITS OF WESTERN KAMCHATKA

На западном побережье Камчатки в палеогеновых отложениях известно большое число местонахождений ископаемых растений; они образуют флористические комплексы, заметно различающиеся по таксономическому составу и отражающие последовательные этапы флорогенеза. В интервале палеоцен—поздний эоцен отчетливо различаются гетеротаксальные флоры паланского, чемурнаутского и иргирнинского типов (Буданцев, 1989). При изучении этих флор обнаружено, что в них присутствует много интересных таксонов, в том числе впервые здесь встреченных и новых для палеогеновой флоры Северо-Востока Азии. Описаны остатки листьев вымершего вида рода *Broussonetia* из верхнеэоценовых отложений иргирнинской свиты в бухте Подкагерной. Ранее они были отнесены к новому искусственному роду *Paleokalopanax* Fotjanova (Фотьянова, 1984).

Геологический разрез угленосных отложений иргирнинской свиты в районе бухты Подкагерной описан Л. И. Фотьяновой и М. Я. Серовой (1983). Собранные растительные остатки приурочены в основном к низам толщи, вскрытой в береговых обнажениях и по приливно-отливной полосе южнее мыса Божедомова. Здесь же проведены повторные сборы растительных остатков Л. Ю. Буданцевым и позднее А. И. Челебаевой.

Суммируя предварительные определения растений иргирнинской тафофлоры (Фотьянова, 1984; Челебаева, 1984; Шанцер и др., 1985; Буданцев, Головнева, 1986; Буданцев, Озеров, 1990), можно отметить присутствие в ней видов из родов *Osmunda, Dennstaedtia, Dryopteris, Ginkgo, Metasequoia, Nelumbo, Platanus, Cercidiphyllum, Ulmus, Castanea, Alnus, Juglans, Carya, Acer, Tilia, Nyssa, Alangium, Musophyllum* и др.

Иргирнинская тафофлора относится к теплоумеренному мезофильному типу и отличается крупнолистностью многих таксонов цветковых растений. Она отражает лесную долинную растительность, местообитанием которой служило, видимо, побережье озерно-речного водоема, о чем свидетельствуют накопление углей и находки вместе с растениями пресноводных моллюсков. Захоронение растений происходило в спокойных условиях слабопроточных вод: листья с тонкой бумажистой текстурой не подвергались деформации и сохранялись, как правило, целыми, без механических повреждений. Об этом же свидетельствуют и массовые скопления крупных плавающих и надводных листьев *Nelumbo.*

Иргирнинская тафофлора сменила во времени термофильную субтропическую флору чемурнаутского типа с пальмами, миртовыми, многочисленными бобовыми и другими «экзотическими» для азиатско-берингийских палеофлор растениями. В то же время присутствие в иргирнинской тафофлоре видов из родов *Broussonetia, Nyssa, Alangium, Musophyllum* и некоторых других таксонов может рассматриваться как проявление определенной преемственности в развитии западнокамчатской палеогеновой флоры на чемурнаутско-иргирнинском этапе ее эволюции.

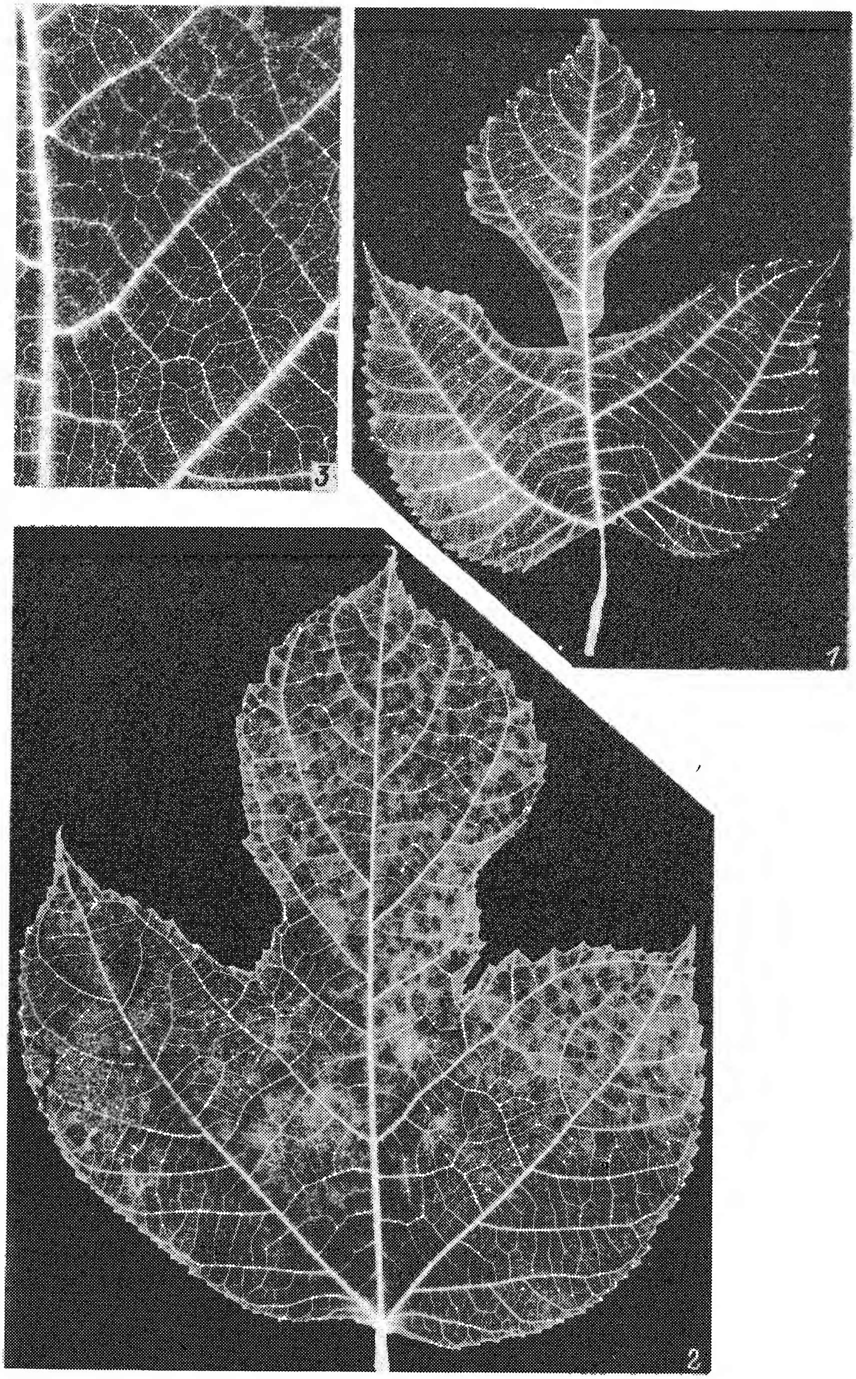
Повторные сборы остатков растений в бухте Подкагерной, проведенные в 1980 г. Буданцевым, а также сравнительное изучение морфологии листьев ископаемых и современных таксонов позволили установить принадлежность ранее описанных листьев *Paleokalopanax kamtschatica* Fotjan. к вымершему виду рода *Broussonetia*.

Описываемые отпечатки листьев составляют ряд морфотипов, крайне изменчивых по величине и форме пластинок, столь характерный для современного вида *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Herit. (см. рисунок).

Листья камчатского вида *Broussonetia* длинночерешковые, преимущественно крупные, до 12—15 см дл. и 14—17 см шир., часто асимметричные, как правило, лопастные. Число лопастей от 5 до 3, редко встречаются почти цельные листья с 1—2 лопастевидными зубцами. У большинства листьев наблюдаются крупные лопастевидные выросты по сторонам центральной и боковых лопастей (табл. I, *1*, *3*; II, *2*). Пластинки в основании ширококлиновидные, выемчатые, выемчато-сердцевидные. Верхушки лопастей острые или оттянуто-остроконечные, по краю преимущественно мелкопильчатые, зубцы острые, слегка прижатые (табл. I, *4*). Центральная лопасть обычно шире боковых, как правило, перетянутая в основании иногда почти до срединной жилки (табл. I, *3*).

Жилкование пальчато-брохидодромное. Базальных жилок обычно 2 сближенные пары. Жилки верхней пары более мощные, проходят в верхушки более крупных средних лопастей, посылая с внешней и внутренней сторон ответвления к краю листа, где они петлями соединяются между собой, либо краспедодромно оканчиваются в лопастевидных выростах. Жилки нижней пары оканчиваются слепо в верхушках нижних лопастей или при отсутствии таковых следуют вдоль края пластинки, давая короткие петлевидные ответвления в сторону края листа. Боковые жилки, иннервирующие центральную лопасть, нерегулярные как по числу, так и по толщине и углам отхождения от срединной жилки. Очень характерно для ископаемых и современных листьев поведение нижней пары боковых жилок: в случаях хорошо развитых боковых лопастей в средней части пластинки эти жилки следуют к выемке между боковой и срединной лопастями, проходят вдоль верхнего края боковой лопасти и оканчиваются у ее верхушки. Часто жилки этой пары разветвляются и обегают выемку между лопастями (см. рисунок, *1*, *2*; табл. II, *2*). Верхние боковые жилки более или менее дуговидные, иногда извилистые, соединяются между собой крупными петлями либо слепо оканчиваются в верхушках лопастевидных выростов. Жилки интеркостальной зоны разветвленные, образуют рыхлую сеть поперечных анастомозов, заполненную мелкими угловатыми ячеями жилок следующих порядков (табл. I, *5*; II, *3*).

При сравнении ископаемых листьев с листьями современного *Broussonetia papyrifera* (см. рисунок) выявлены черты разительного их сходства, особенно по степени изменчивости формы пластинок, хотя и имеются заметные различия в деталях. Так, у современного вида морфологический ряд образуют листья от отчетливо 3-лопастных через формы с 1—2 лопастями до цельных, лишенных лопастей или лопастевидных выростов. Среди ископаемых остатков редко встречаются цельные, но преобладают 5—3-лопастные листья. У современных растений базальные жилки ограничены 1 парой, в то время как у ископаемых их 2 пары за счет наличия дополнительных нижних лопастей. Краевые зубцы у ископаемых листьев преимущественно мелкие, с вверх направленными вершинами, а у современных такой тип зубчатости преобладает в нижней половине пластинок, тогда как в верхней зубцы более крупные, треугольные (см. рисунок). Эти различия, однако, не являются постоянными и выдержан-



Broussonetia papyrifera (совр.).
1, 2 — листья; *3* — деталь жилкования, ×1.5.

ными в многообразии листьев как у ископаемого, так и (особенно) у современных видов рода. Камчатские ископаемые листья принадлежали, очевидно, к самостоятельному виду с более архаичным сочетанием морфологических признаков.

Следует указать и на определенное сходство камчатского вида с некоторыми видами близкого рода *Morus* (*M. alba* L., например), у которых, однако, амплитуда изменчивости листовых пластинок гораздо у́же, а различия краевой зубчатости и деталей жилкования более выдержаны.

Основа́нием для первоначального отнесения описываемых листьев к вымершему роду *Paleokalopanax* (*Araliaceae*) послужило некоторое сходство с ископаемыми *Kalopanax n-suzuki* (Nath.) Wolfe et Tanai, *K. acerifolia* (Nath.) Hu et Chaney и современным *K. picta* (Thunb.) Nakai (Фотьянова, 1984). Однако Фотьянова отметила и ряд существенных отличий камчатских листьев и указала на возможность их принадлежности к роду *Broussonetia*, хотя склонилась в пользу выделения самостоятельного искусственного рода.

Виды рода *Broussonetia* в ископаемом состоянии встречаются довольно редко. П. И. Дорофеев (1982) описал по остаткам эндокарпиев 2 вида, распространенных в олигоцене—миоцене от Украины до Якутии (Мамонтова гора на Алдане). Из известных нам ископаемых листьев можно указать лишь на находку отпечатков 2 мелких 3-лопастных листьев *Broussonetia* sp. из палеогена Японии (о-в Хоккайдо, свита Харутори; Tanai, 1970). Эти экземпляры, по мнению T. Tanai, принадлежали, видимо, к молодой формации не полностью сформировавшихся листьев.

Таким образом, камчатский вымерший вид следует признать наиболее древней и северной находкой представителя рода *Broussonetia* в Азии.

Предлагается следующая номенклатурная комбинация.

Broussonetia kamtschatica (Fotjan.) Budants. et Fotjan. comb. nov. (табл. I, *1—5*; II, *1—3*). — ***Paleokalopanax kamtschatica***, Фотьянова, 1989, Бот. журн. 69, 4 : 433, рис. 2, *6, 9, 11*; 3, *1—4*; 5, *1—4*.

Голотип: Отпечаток листа, верхний эоцен, иргирнинская свита, бухта Подкагерная, Западная Камчатка, обр. 1/151, колл. 3862, ПИН РАН. Фотьянова, 1984 : 433, рис. 2, *11*; 3, *1*, sub nom. *Paleokalopanax kamtschatica* Fotjan.

Материал. Более 50 отпечатков листьев преимущественно хорошей сохранности. Колл. 3862, ПИН РАН, Москва; колл. 960-23, БИН РАН, С.-Петербург.

Местонахождение. Западная Камчатка, бухта Подкагерная.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. Ископаемая флора и фитостратиграфия палеогена Западной Камчатки // Вопр. палеофлористики и стратиграфии. Л., 1989. С. 17—31.

Буданцев Л. Ю., Головнева Л. Б. Новый вид рода *Alnus* (*Betulaceae*) с пельтатными листьями в позднеэоценовой флоре северо-западной Камчатки // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 246—254.

Буданцев Л. Ю., Озеров И. А. Новые находки отпечатков листьев *Alangium* в палеоценово-эоценовых отложениях северо-востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 549—556.

Дорофеев П. И. *Broussonetia* L'Herit. // Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1982. Т. 2. С. 33—34.

Фотьянова Л. И. Позднеэоценовая предтургайская флора древней Берингии // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 425—436.

Фотьянова Л. И., Серова М. Я. Биостратиграфия палеогена северо-западной Камчатки (бухта Подкагерная) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1983. № 10. С. 65—72.

Челебаева А. И. Род *Cordia* (*Boraginaceae*) в палеогене Камчатки и сопредельных территорий // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 5. С. 605—615.

Шанцер А. Е., Челебаева А. И., Краевая Т. С. Эоценовый тектонический эпизод на северо-западе Камчатки и его стратиграфическое значение // Корреляция кайнозойских толщ Дальнего Востока. Ч. 1. М., 1985. С. 19—44.

Tanai T. The Oligocene floras from the Kushiro coal field, Hokkaido, Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV. Geol. and Mineral. 1970. Vol. 14. N 4. P. 383—514.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 II 1991

SUMMARY

The paper describes a plant rarely found in fossil floras and belonging to the genus *Broussonetia* (*Moraceae*) on the basis of numerous leaf impressions from the Upper Eocene deposits of the Podkagernaja Bay in Western Kamchatka. These leaves were previously assigned by L. I. Fotjanova to the artificial genus *Palaeokalopanax* Fotjan. having some affinity with the family *Araliaceae*. A new nomenclature combination is suggested for this species — *Broussonetia kamtschatica* (Fotjan.) Budants. et Fotjan. Leaves of the species vary greatly in size and blade shape but they form a morphological series typical for moderm *B. papyrifera* (L.) L'Herit.

УДК 581.821:537.533.35

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 5

О. В. Яковлева

УЛЬТРАСТРУКТУРА СЛИЗЕВЫХ КЛЕТОК ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ *DIRACHMA SOCOTRANA* (*DIRACHMACEAE*)

O. V. YAKOVLEVA. THE ULTRASTRUCTURE OF MUCILAGE CELLS IN THE LEAF EPIDERMIS OF *DIRACHMA SOCOTRANA* (*DIRACHMACEAE*)

Изучено строение слизевых клеток в эпидерме листьев эндемичного растения о-ва Сокотра *Dirachma socotrana*, которое относится к изолированному монотипному сем. *Dirachmaceae*. Применение метода просвечивающей электронной микроскопии (ТЭМ) позволило обнаружить сходство в общем строении слизевых клеток и в ультраструктуре слизей *Dirachma socotrana* и представителей семейств *Tiliaceae*, *Sterculiaceae*, *Malvaceae* из порядка *Malvales*. Наибольшее сходство наблюдается между *Dirachma* и сем. *Tiliaceae*. Таким образом, с помощью других методов и на других структурах повторен вывод D. Link (1991) о родственных связях сем. *Dirachmaceae*, сделанный автором на основании изучения морфологии цветков, железок, нектарников, плодов.

Dirachma socotrana Schweinf. ex I. B. Balfour является эндемичным растением о-ва Сокотра. Еще в 1888 г. I. Balfour находил вид *Dirachma socotrana* похожим по морфологии цветка на *Tiliaceae*, *Sterculiaceae*, *Samydaceae* (цит. по: Link, 1991). Затем *Dirachma socotrana* включали в сем. *Geraniaceae*. В то же время J. Hutchinson, J. Willis и A. Cronquist допускали, что *Dirachma socotrana* не родствен *Geraniaceae*. Однако Cronquist предпочел оставить *Dirachma* в сем. *Geraniaceae* до тех пор, пока его родственные связи не будут более точно установлены; Hutchinson выделял его в отдельное сем. *Dirachmaceae* и помещал в порядок *Tiliales*. В системе магнолиофитов А. Л. Тахтаджяна (1987) монотипное сем. *Dirachmaceae* с одним единственным видом *Dirachma socotrana* включено в состав порядка *Geraniales* и считается близким к сем. *Geraniaceae*, хотя и отличается от него целым набором признаков (Тахтаджян, 1987).

В 1979 г. в Центральном Сомали был найден второй вид сем. *Dirachmaceae* — *Dirachma somalensis* D. A. Link, который, так же как и первый, является чрезвычайно редким (Link, 1991). D. Link (1991), изучивший и описавший новый вид, в то же время выявил черты сходства и различия между 2 видами рода *Dirachma*. Особенности строения цветков *Dirachma*, сильное развитие нектарников, морфология плодов и способ распространения семян уникальны и являются основой для придания этому роду изолированного статуса. По совокупности признаков 2 видов *Dirachma* Link (1991) нашел, что они более тесно связаны с *Tiliales*, согласно Hutchinson (*Malvales*, по Engler), чем с другими таксонами, включая и *Geraniaceae*, хотя некоторое родство между ними и наблюдается. Автор считает, что, несмотря на отсутствие у *Dirachma* звездчатых волосков, типичных для *Tiliaceae*, этот род нельзя отделять от *Tiliaceae, Malvaceae, Sterculiaceae*. Поэтому он предлагает поместить *Dirachma* в ряд семейств, родственных с *Tiliaceae*.

В процессе изучения слизевых клеток в листьях *Dirachma socotrana* нам предстояло выяснить, сохраняется ли структура слизевых клеток и слизи в гербарном материале и, если да, то можно ли использовать данные этого изучения для выяснения родственных связей указанного вида.

При благоприятном ответе на поставленные вопросы нам предстояло сравнить слизевые клетки в эпидерме листьев *Dirachma socotrana* и видов семейства *Tiliaceae, Sterculiaceae, Bombacaceae, Malvaceae*, изученных ранее (Яковлева, 1988, 1990а; Gregory, Baas, 1989).

Материал и методы исследования

Для исследования брали листья с гербарного образца *Dirachma socotrana*, собранного в 1967 г. A. R. Smith и хранящегося в Гербарии БИН под № 210.

Для изучения в электронном микроскопе фиксировали кусочки листьев по общепринятой методике 3%-м раствором глутарового альдегида и 2%-м раствором четырехокиси осмия на фосфатном буфере с pH 6.4. Сухие кусочки листьев помещали в пробирку с раствором глутарового альдегида и откачивали воздух. Для лучшего проникновения фиксатора в образцы пробирку с материалом на несколько дней оставляли в холодильнике. Через 6 дней осуществляли дальнейшие процедуры, связанные с подготовкой материала для изучения его в электронном микроскопе. Дегидратацию проводили в серии возрастающих концентраций ацетона. Материал заливали в смесь эпона и аралдита. Ультратонкие и полутонкие срезы (2 мкм) приготавливали на ультрамикротоме Ultracut (Reichert-Jung). Ультратонкие срезы контрастировали раствором цитрата свинца 5—10 мин. Полутонкие срезы окрашивали 1%-м раствором толуидинового синего.

Листья *D. socotrana* изучали с помощью светового (NU-2, Zeiss), сканирующего (JSM-35C, Jeol) и трансмиссионного (BS-500, Tesla) электронных микроскопов.

Результаты и обсуждение

Адаксиальная и абаксиальная поверхности листа *D. socotrana* покрыты простыми заостренными волосками (табл. I, *1*—*3*). На адаксиальной поверхности листа волосков значительно меньше, чем на абаксиальной (табл. I, *1*, *2*). При рассматривании в сканирующем микроскопе нижней поверхности листа видно, что волоски в некоторых случаях располагаются группами. Основания нескольких волосков в этих случаях находятся достаточно близко друг от друга (табл. I, *3*), и создается впечатление, что на поверхности листа имеются «кустистые» волоски. Согласно литературным данным, кустистые волоски встречаются у представителей семейств *Tiliaceae, Sterculiaceae, Malvaceae* (Napp-Zinn, 1973) и являются, согласно терминологии K. Hummel и K. Staesche (1962), одной из разновидностей звездчатых волосков. У *Apeiba* кустистые волоски состоят из пучка одноклеточных волосков, основания которых погружены в эпидерму (Westra, 1967). В связи с этим наличие у *Dirachma* групп волосков со сближенными основаниями, вероятно, следует рассматривать только как тенденцию к образованию звездчатых (кустистых) волосков, свойственных семействам *Tiliaceae, Sterculiaceae, Malvaceae.*

На абаксиальной поверхности листа между волосками находятся устьица (табл. I, *3*). Листья изучаемого вида гипостоматные. По этому признаку листья *Dirachma socotrana* приближаются к анцестральному типу листа древесных двудольных растений (Васильев, 1984).

На поперечном срезе листа в обеих эпидермах видны слизевые клетки, которых в адаксиальной эпидерме значительно больше, чем в абаксиальной (табл. I, *4*). Слизевые клетки верхней эпидермы крупные, глубоко проникают в мезофилл, часто контактируют с проводящими пучками. Слизевые клетки нижней эпидермы намного меньше слизевых клеток верхней и имеют четко очерченные границы.

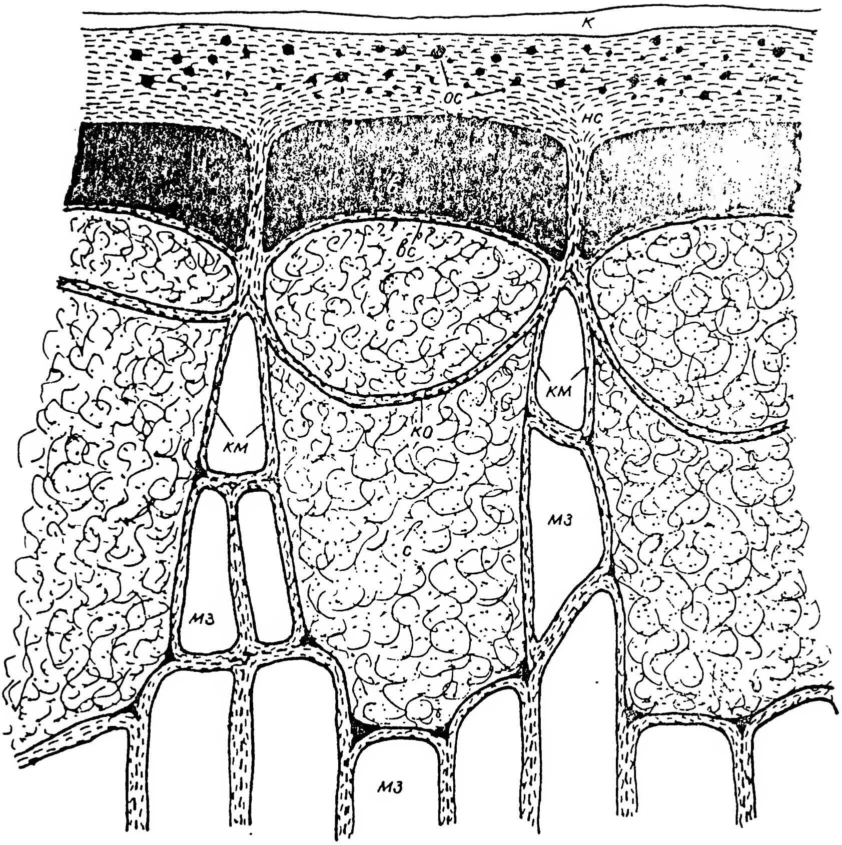
Слизевые клетки верхней эпидермы часто имеют 2 слоя слизи (табл. I, *4, 5*), которые разделены добавочной клеточной стенкой (табл. I, *5, 6*). Слизь нижнего слоя глубоко проникает в мезофилл и занимает значительную часть площади на поперечном срезе листовой пластинки (табл. I, *4, 5*). Нижний слой слизи, граничащий с клетками мезофилла, не имеет вокруг себя четко выраженной клеточной стенки (табл. I, *5, 7*). Верхний слой слизи, граничащий с цитоплазмой, отделен от нее дополнительной внутренней клеточной стенкой (табл. II, *1*).

Слизевые клетки верхней эпидермы имеют тонкий пристенный слой цитоплазмы и крупную вакуоль, заполненную осмиофильным веществом (табл. I, *5*; II, *1, 2*). Наружная клеточная стенка этого вида толстая, кутикула тонкая и пронизана сетью дендритов (табл. II, *2, 3*). В наружной клеточной стенке отмечается присутствие осмиофильных глобул (табл. II, *2, 3*).

Слизевые клетки, обнаруженные нами в эпидерме листьев *D. socotrana*, являются, согласно нашей терминологии, слизесодержащими клетками (Яковлева, 1990а). Для клеток такого типа характерно сохранение всей секретированной ими слизи в пределах этой же клетки. Слизесодержащие клетки представлены 2 модификациями, которые различаются между собой по времени начала отложения слизи и наличию клеточных стенок в области скопления слизи. У клеток 1-й модификации отложение слизи начинается на конечных этапах роста листовой пластинки. Клеточные стенки к этому времени в клетках эпидермы достигают значительной толщины. Поэтому у клеток 1-й модификации всегда имеется клеточная стенка на границе с соседними эпидермальными и палисадными клетками. По периферии клеток часто хорошо различима срединная пластинка (Яковлева, 1990а, б). В клетках 2-й модификации отложение слизи начинается рано, когда лист вырос до 20—30% своего окончательного размера и клеточные стенки еще очень тонкие. В этом случае во время отложения слизи происходит частичное разрыхление, а может, и растворение клеточных стенок. У полностью сформированных слизевых клеток 2-й модификации остатки клеточных стенок можно наблюдать в местах сочленения клеток мезофилла на границе со слизью (табл. II, *6*).

Слизевые клетки верхней эпидермы *Dirachma* представляют собой сочетание 1-й и 2-й модификаций (см. рисунок). Нижний слой слизи принадлежит слизесодержащей клетке 2-й модификации, а верхний — 1-й. В нижней эпидерме имеются клетки только 1-й модификации. Сочетание 1-й и 2-й модификаций в одной клетке наблюдалось нами у видов *Tilia cordata* Mill., *T. platyphyllos* Scop., *Acer platanoides* L. У большинства исследованных видов 1-я и 2-я модификации встречаются отдельно, часто рядом друг с другом. К таким видам относятся *Viola tricolor* L., *Tilia begoniifolia* Stev., *Theobroma cacao* L., *Mimosa pudica* Mill. (Яковлева, 1990а).

«Упаковка» слизи *Dirachma socotrana*, согласно нашим терминологии и классификации, «дырчатая» (табл. I, *6, 7*; II, *5*). Для слизей этого типа



Схематическое изображение слизевых клеток верхней эпидермы листа *Dirachma socotrana*.

в — вакуоль и цитоплазма, *вс* — внутренняя клеточная стенка, отделяющая цитоплазму от слизи, *к* — кутикула, *км* — клеточная стенка мезофилла, *ко* — клеточная стенка, разделяющая 2 слоя слизи, отложенных в разные периоды роста листовой пластинки (граница между 1-й и 2-й модификациями слизесодержащих клеток), *мз* — клетки мезофилла, *нс* — наружная клеточная стенка, *ос* — осмиофильные включения в клеточной стенке, *с* — слизь.

упаковки характерно неправильное чередование плотных и электронно-прозрачных участков (плотные участки преобладают) (Яковлева, 1990а). Более тонкую структуру слизи при больших увеличениях электронного микроскопа можно охарактеризовать как гранулярную (Яковлева, 1990а; Пясяцкене и др., 1991) (табл. I, *4*). При окрашивании полутонких срезов толуидиновым синим слизь окрасилась метахроматически в фиолетовый цвет, что, вероятно, свидетельствует о пектиновой природе слизистого вещества. Пектиновые слизи характерны для многих представителей мальвовых и липовых (Прозина, 1960) и состоят, как правило, из 2 основных полисахаридов — арабиногалактана и галактуронорамнана (Kram, Franz, 1983).

При выявлении родственных связей *Dirachma socotrana* по слизевым клеткам следует учитывать ряд признаков. К таким признакам относятся следующие: наличие слизевых клеток в обеих или в одной эпидерме листа; тип слизевых клеток (слизесодержащие или слизевыводящие); наличие 1-й и 2-й модификаций и их взаимное расположение (в одной или разных клетках); слоистость в слизи; характер упаковки и тонкая структура слизи (см. таблицу). К этим признакам могут быть добавлены: наличие устьиц в нижней эпидерме или в обеих эпидермах; встречаемость слизевых клеток в гиподерме; наличие волосков (особенно кустистых).

Черты сходства и различия в распределении и строении слизевых клеток и слизи между *Dirachma socotrana, Tiliaceae, Sterculiaceae, Bombacaceae, Malvaceae*

Семейства, виды	Распределение слизевых клеток по эпидермам	Тип слизевых клеток	Наличие и распределение слизесодержащих клеток 1-й и 2-й модификаций	Наличие нескольких слоев слизи	Упаковка слизи	Тип слизи
Сем. *Dirachmaceae*						
Dirachma socotrana Schweinf. ex I. B. Balfour	В, Н	СС	1, 2; О	КС	Д	Гр
Сем. *Tiliaceae*						
Tilia begoniifolia Stev.	В, Н	СС	1, 2; Р	Сл	Д, Ф	Фб
T. cordata Mill.	В, Н	СС	1, 2; О	КС	Д	Фб
T. platyphyllos Scop.	В, Н	СС	1, 2; О	КС	Д	Гр
Сем. *Sterculiaceae*						
Theobroma cacao L.	В	СС	1, 2; Р	—	Д, Ф	Фб
Сем. *Bombacaceae*						
Adansonia digitata L.	Гип	СС, СВ	1	—	Г	Гр
Сем. *Malvaceae*						
Alcea flavovirens (Boiss. et Buhse) Iljin	В, Н	СС	1	Сл	Ф	Фб
A. rhyticarpa (Trautv.) Iljin	В, Н	СС, СВ	1	—	Ф, Г	Гр
A. rosea L.	В, Н	СС	1	—	Ф	Фб

Примечание. В — верхняя эпидерма, Г — слизь гомогенная, Гип — гиподерма, Гр — гранулярный тип слизи, Д — дырчатая упаковка слизи, КС — слои слизи разделены клеточной стенкой, Н — нижняя эпидерма, О — разные модификации находятся в одной клетке, Р — разные модификации находятся в разных клетках, СВ — слизевыводящие клетки, Сл — наличие нескольких слоев слизи, не разделенных клеточной стенкой, СС — слизесодержащие клетки, Ф — фибриллярная слизь, Фб — фибриллярный тип слизи.

Главным признаком, по которому определяется сходство между *Dirachma* и представителями семейств порядка *Malvales*, мы считаем дырчатую упаковку слизи. Этот признак отсутствует в листьях *Adansonia digitata* L. и у видов рода *Alcea*. Следует отметить, однако, что у вида рода *Alcea* дырчатая упаковка слизи имеется, но в слизевых клетках других органов (неопубликованные данные). Дырчатая упаковка слизи в листьях имеется только у представителей семейств *Tiliaceae* и *Sterculiaceae*, однако она по-разному распределяется среди слизевых клеток. Так, у *Tilia cordata* и *T. platyphyllos* дырчатая слизь имеется практически в каждой клетке, а в слизевых клетках *Tilia begoniifolia* она присутствует в виде полос, чередующихся с более рыхлой фибриллярной слизью. У *Theobroma cacao* разная структура слизи встречается в разных клетках. Гранулярная слизь, согласно нашим данным, характерна для *Tilia platyphyllos* и для некоторых представителей рода *Alcea* (см. таблицу).

Следующими признаками, по которым можно определить родственные связи *Dirachma*, являются наличие слизесодержащих клеток 1-й и 2-й модификаций, совмещение модификаций в одной клетке и частота встречаемости их в эпидерме листа. У *Dirachma* почти каждая клетка верхней эпидермы является слизесодержащей и представляет собой сочетание 1-й и 2-й модификаций. Оба слоя слизи, разделенных клеточной стенкой, имеют одинаковую плотность. У видов рода *Tilia* таких клеток в верхней эпидерме немного и они меньших размеров. Это относится к видам *T. cordata* и *T. platyphyllos* (см. таблицу). У *T. begoniifolia* и *Alcea flavovirens* в слизевых клетках также имеются слои слизи, но между ними клеточные стенки отсутствуют, а слизь в разных слоях имеет разную плотность (Быкова, Яковлева, 1991).

В результате наших исследований установлено, что наибольшее сходство *Dirachma* наблюдается с сем. *Tiliaceae*, особенно с видами *Tilia cordata* и *T. platyphyllos*. У этих 3 видов слизевые клетки присутствуют как в верхней, так и в нижней эпидерме, слизевые клетки являются слизесодержащими, во всех слизевых клетках встречается дырчатая упаковка слизи; имеется сочетание 1-й и 2-й модификаций в одной клетке. По последнему признаку виды количественно различаются (см. таблицу).

Чертами, отличающими *Dirachma socotrana* от представителей семейств *Tiliaceae, Sterculiaceae, Malvaceae*, являются наличие осмиофильных включений в наружной клеточной стенке и отсутствие в пластидах эпидермы белковых кристаллов. Относительно осмиофильных включений в клеточных стенках *Dirachma* мы пока ничего сказать не можем, так как не наблюдали такого явления ни у одного из исследованных нами видов (более 200). Белковые кристаллы встречаются в пластидах слизевых клеток эпидермы у видов *Tilia* и *Theobroma*, а у *Alcea* — в пластидах неслизевых клеток верхней эпидермы (Яковлева, 1990а, б).

Таким образом, слизевые клетки *Dirachma socotrana* имеют ряд черт, сближающих этот вид с семействами *Malvaceae*, *Sterculiaceae*, и особенно с *Tiliaceae* (см. таблицу). Учитывая общие особенности строения и те, по которым *Dirachma* отличается от вышеперечисленных семейств, можно сказать, что сем. *Dirachmaceae* следует оставить в ряду семейств, родственных *Tiliaceae* (Link, 1991), и поместить его перед сем. *Tiliaceae*.

В заключение ответим на поставленные нами в начале статьи вопросы. В гербарном материале хорошо сохраняются многие клеточные структуры. На этом материале можно изучать особенности строения слизевых клеток и слизи. Как показали наши исследования, слизь сохраняет не только свою структуру, но и те характерные черты («упаковку»), по которым можно определить родственные связи между видами и семействами.

Автор выражает глубокую благодарность и признательность академику А. Л. Тахтаджяну за идею статьи и любезно предоставленный материал, а также профессору, доктору биологических наук М. Ф. Даниловой за внимание и помощь в работе над статьей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быкова О. П., Яковлева О. В. Слизевые клетки листа некоторых представителей *Alcea* L. // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 2. С. 82—90.

Васильев Б. Р. Некоторые закономерности адаптивной эволюции листа древесных двудольных покрытосеменных растений. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1984. № 1682-84. 28 с.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Пясяцкене А. А., Яковлева О. В., Вайчюнене Я. А., Абрутис И. И. Образование слизи у видов рода *Viola* L., произрастающих в Литве // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 2. С. 10—21.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Яковлева О. В. Слизевые клетки эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 977—987.

Яковлева О. В. Ультраструктура слизесодержащих клеток эпидермы листа двудольных растений: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990а. 127 с.

Яковлева О. В. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1990б. Т. 75. № 10. С. 1400—1408.

Gregory M., Baas P. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons // Isr. J. Bot. 1989. Vol. 38. P. 125—174.

Hummel K., Staesche K. Die Verbreitung der Haartypen in den natürlichen Verwandtschaftsgruppen // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1962. Bd 4. Tl. 5. S. 207—249.

Kram G., Franz G. Untersuchungen über die Schleimpolysaccharide aus Lindenblüten // Planta medica. 1983. Vol. 49. N 3. P. 149—154.

Link D. A. Dirachma somalensis D. A. Link sp. nov. A new species of a remarkable and highly endangered monogeneric family // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1991. Vol. 61. N 1. P. 3—13.

Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. A. Entwicklungsgeschichtliche und topographische Anatomie des Angiospermenblattes // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin—Stuttgart, 1973. Spez. Teil. Bd 8. Tl. 2A. I. 764 S.

Westra L. Y. Th. The indument of *Apeiba* Aubl. *(Tiliaceae)* // Acta Bot. Neerl. 1967. Vol. 15. N 3. P. 648—667.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 X 1993

SUMMARY

A study of mucilage cells and mucilage in leaf epidermis of an endemic species of the Socotra Island — *Dirachma socotrana* from the monotypic family *Dirachmaceae* is undertaken. Similarity between *Dirachma* and *Tiliaceae, Sterculiaceae* and *Malvaceae* families belonging to the *Malvales* order was found. Common structural features of *Dirachma* and above families are the following: the presence of mucilage cells in upper and lower epidermis; occurrence of only one type of mucilage cells (mucilage-containing); presence of two modifications in one cell; porate type of mucilage. Main sign of similarity between *Dirachma* and *Malvales* order is the character of mucilage (porate). *Dirachma* and *Tiliaceae* are the most similar. Traits of difference between *Dirachma socotrana* and representatives of *Sterculiaceae, Malvaceae* and *Tiliaceae* are the following: osmiophilic inclusions in external cell wall, absence of protein crystals in epidermal plastids and presence of tracheids in vascular bundles.

Abaxial surface of *Dirachma* leaves bears groups of hairs with closely located bases. The occurrence of hair groups is considered as a tendency towards the formation of stellate (Büschel) hairs. The *Dirachmaceae*, being refered to the group of families closely related to the *Tiliaceae* (Link, 1991), is simply organized than *Tiliaceae* and can be placed below the latter. Thus, using other characters and methods of research conclusion of Link (1991) concerning relationships of the family *Dirachmaceae* is confirmed.

УДК 581.48

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 5

Е. А. Шурухина

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И УЛЬТРАСКУЛЬПТУРА СЕМЕНИ *CAMPYNEMATACEAE*

E. A. SHURUKHINA. ANATOMICAL STRUCTURE AND ULTRASCULPTURE OF THE SEED IN THE *CAMPYNEMATACEAE*

Изучены анатомия и ультраскульптура семени родов *Campynema* и *Campynemanthe*. Оба рода наряду с некоторыми различиями имеют характерное сочетание признаков строения семени. Близкое родство с *Iridaceae* по комплексу признаков строения семени, особенно у *Campynemanthe*, которое признавал H. Huber (1969), является маловероятным в силу несходства остальных морфологических и эмбриологических признаков. Наблюдается некоторое сходство семенной кожуры *Campynema* и *Alstroemeriaceae*. Наиболее тесная связь сем. *Campynemataceae* все же вероятна с сем. *Melanthiaceae*, особенно с родами *Aletris, Nietneria, Tofieldia, Japonolirion, Petrosavia.*

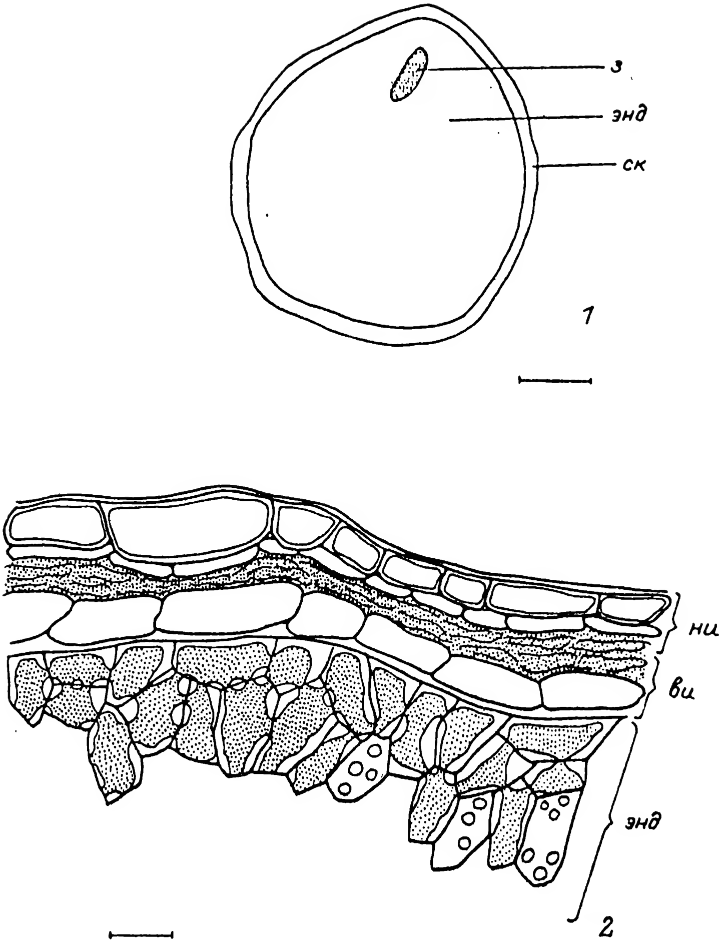


Рис. 1. *Campynemanthe viridiflora.*

1 — поперечный срез семени; *2* — строение семенной кожуры. *ви* — внутренний интегумент, *з* — зародыш, *ни* — наружный интегумент, *ск* — семенная кожура, *энд* — эндосперм. Масштабная линейка: *1* — 125; *2* — 10 мкм.

Campynemataceae (*Liliales*) включает в себя 2 рода — монотипный *Campynema* Labill. из Тасмании и *Campynemanthe* Baill. с 3 видами — эндемиками Новой Каледонии. Семейство характеризуется общим планом строения порядка лилейных.

Разные авторы в разное время относили эти 2 рода к разным семействам. F. Pax и K. Hoffmann (1930) сближали их с *Amaryllidaceae*. J. Hutchinson (1959, 1973) и H. Melchior (1964) включали *Campynema* и *Campynemanthe* в *Hypoxidaceae*. H. Huber (1969) обратил внимание на соответствие структуры семени *Campynemanthe* структуре семени *Iridaceae*, включив его в это семейство. R. Dahlgren и A. Lu (1985) рассматривали эти 2 рода как самостоятельное сем. *Campynemataceae*, которое вместе с *Melanthiaceae* образует порядок *Melanthiales*. Связь с *Melanthiaceae* была замечена еще B. Dumortier (1829). С учетом разнообразия мнений интересно изучить строение семян представителей сем. *Campynemataceae*.

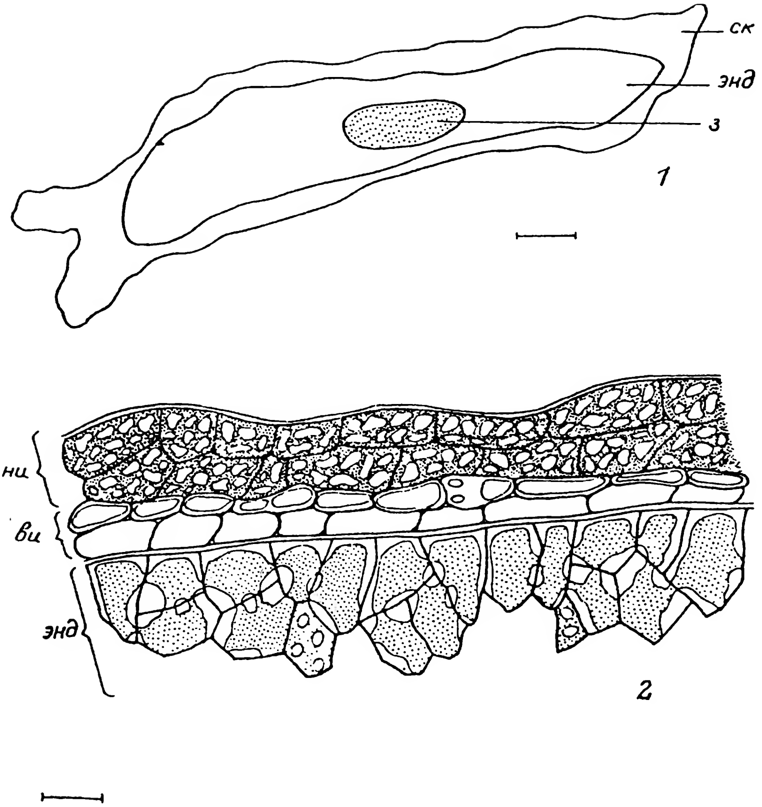


Рис. 2. *Campynema lineare.*
Обозначения те же, что и на рис. 1.

Материал и методика

Материал был получен из Missouri Botanical Garden, USA, за что автор выражает свою признательность д-ру P. Goldblatt, а также из Королевского ботанического сада Кью (K).

Исследованные образцы. *Campynema lineare* Labill. Tasmania: VI 1838, R. Gunn; III 1928, N 945, Giblin s. n. *Campynemanthe viridiflora* Baill. New Caledónia: 5. X 1902, N 14917, R. Schlechter; III 1964, N 5748, H. Stauffler. Для приготовления анатомических препаратов семена размачивали в смеси спирт—глицерин—вода (1 : 1 : 1), поперечные срезы толщиной 15 мкм делали в средней части семени с помощью замораживающего микротома. Поверхность семян изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35.

Результаты исследования

Семена *Campynemanthe viridiflora* 1.5—2 мм в диам., коричневые, округлые до угловатых, с продолговатым неопадающим фуникулусом. Семенная кожура (13—15 мкм толщ.) формируется наружным и внутренним интегументами (Huber, 1969). Клетки наружной эпидермы довольно крупные, кажутся пустыми из-за незначительных остатков плазмы. Внутренние слои тесты имеют разную степень сохранности. Так, в субэпидермальном слое еще сохраняется клеточная структура, хотя клетки его сдавлены и продольно вытянуты. Далее следует слой, утративший клеточное строение, по-видимому, образованный внутренней эпидермой наружного интегумента и наружным слоем внутреннего интегумента, так как, по данным Dahlgren и Lu (1985), наружный интегумент у

Campynemanthe 3-слойный, а внутренний — 2-слойный. Внутренний слой внутреннего интегумента образован крупными изодиаметрическими клетками. Эндосперм составляет большую часть семени и образован пористыми клетками (рис. 1, *2*). В эндосперме накапливаются масла. Крошечный зародыш (его длина составляет около 1/9 длины эндосперма) имеет коническую форму (рис. 1, *1*).

Ультраструктура семени неправильно-сетчатая, что обусловлено слабо выраженной вдавленностью тангенциальных стенок наружной эпидермы (см. таблицу-вклейку, *1—3*).

Семена *Campynema lineare* коричневые, дискообразно уплощенные, 1.5—2 мм дл. Семенная кожура 15—20 мкм толщ. Характерной особенностью семенной кожуры является ее губчатость вследствие пористого строения производных наружного интегумента, содержащего яркий коричневый пигмент. 2-слойный внутренний интегумент образован несколько более толстостенными клетками наружного слоя и тонкостенными сдавленными клетками внутреннего слоя. В семенах, как и у *Campynemanthe*, накапливаются продукты гемицеллюлозы в толстых, заметно пористых клеточных стенках и жирное масло — в эндосперме (рис. 2, *2*). Зародыш, как и у *Campynemanthe*, крошечный, слабо дифференцированный (рис. 2, *1*).

Ультраскульптура поверхности семян имеет первичную неправильную сетчатость из-за сохраняющегося клеточного строения наружной эпидермы и вторичную сетчатость из-за губчатой поверхности клеток (см. таблицу, *4—6*).

Обсуждение

Как уже было сказано выше, 2 исследованных рода — *Campynema* и *Campynemanthe* — в разное время относили к семействам *Iridaceae*, *Amaryllidaceae* или *Hypoxidaceae*. Однако они вряд ли могут быть близки с этими семействами, если учесть их морфологию и эмбриологию. *Campynema* имеет мясистые корни, единственный базальный лист с острым концом и цветонос со сложным 1—3-цветковым соцветием. *Campynemanthe* имеет многолетние ризомы, несколько базальных листьев с трехзубчатыми концами и сложное полузонтичное соцветие. Завязь очень маленькая, 3-гнездная, плацентация угловая (Dutt, 1970; Dahlgren, Lu, 1985). Семязачатков относительно немного — от 4 до 10 в каждом гнезде у *Campynemanthe* и меньше — у *Campynema*. У обоих родов тычинки маленькие, пыльники 4-спорангиатные, в основном с экстрорзным вскрыванием. Стенка микроспорангия 4-слойная, с заметным эндотецием под эпидермисом. Тапетум типичный для лилейных и является секреторным, чем и отличается от амебоидного тапетума *Hypoxidaceae*. Микроспорогенез у обоих родов сукцессивный в противоположность симультанному у *Iridaceae*. Пыльцевые зерна распространяются по одиночке, безапертурные у *Campynemanthe* (Erdtman, 1952; Dahlgren, Lu, 1985) и сулькатные у *Campynema* (Erdtman, 1952; Dutt, 1970). Семязачатки анатропные, битегмальные, слабо крассинуцеллятные. Микропиле формирует только внутренний интегумент. Зародышевый мешок образуется по Polygonum-типу. Эндосперм нуклеарный.

Huber (1969) на основании признаков анатомического строения семенной кожуры сближал *Campynemanthe* с *Iridaceae*. Он находил структуру их семян схожей во всех деталях. Однако *Campynemanthe* существенно отличается от *Iridaceae* наличием 6 тычинок, пучков рафидов, сукцессивным микроспорогенезом и 2-ядерными тапетальными клетками.

Семена с фитомеланином в тестальном слое и тегмальным слоем, утратившим клеточное строение, являются типичными для коробочкоплодных порядка *Asparagales* sensu Dahlgren (1985) (в узком смысле — для *Amaryllidaceae* и *Hypoxidaceae*), в то время как отсутствие фитомеланина и наличие тегмена, сохраняющего клеточную структуру, характерны для *Liliales*, *Melanthiales*, *Burmanniales* sensu Dahlgren et al. (1985). Так как в семенах *Campynemanthe* отсутствует фитомеланин и сохраняется по крайней мере внутренний слой тегмена, маловероятно его близкое родство с упомянутыми выше семействами. *Campynemathe* отличается от *Hypoxidaceae* также наличием ризомов, секреторными тапетумом, аномоцитными устьицами и париетальными клетками. От *Colchicaceae* *Campynemanthe* отличается наличием ризомов, рафидов, частичной эпигении, париетальных клеток, а также периклинального деления в нуцеллярном эпидермисе, а от *Uvulariaceae* — по трем последним признакам.

Некоторые различия наблюдаются и между *Campynemataceae* и членами сем. *Melanthiaceae*. Эти различия заключаются в наличии ризомов, дорсивентральных побегов, рафидов, зонтиковидных, но разной конструкции соцветий, экстрорзных до латрорзных тычинок, безапертурных пыльцевых зерен (у *Campynemanthe*), свободных стилодиев и крошечного зародыша, гландулярного тапетума, сукцессивного микроспорогенеза, угловой плацентации, крассинуцеллятных семязачатков, безкрахмального нуклеарного эндосперма и в отсутствии фитомеланина в семенах. Бóльшая часть этих характеристик *Campynemataceae* присуща и *Melanthiaceae*, правда, в некоторых родах не в полной комбинации. Полностью же несовпадающими являются следующие признаки: 1) трехзубчатые листья *Campynemanthe*, 2) детали в цветорасположении, 3) безапертурные пыльцевые зерна, 4) ромбоэллиптические семена без придатков или крыльев.

Таким образом, проведенное исследование семян *Campynema* и *Campynemanthe* позволяет автору согласиться с мнением P. Goldblatt (1986) о том, что эти роды являются членами одного самостоятельного сем. *Campynemataceae* и находятся в наиболее близком родстве с такими представителями сем. *Melanthiaceae*, как *Aletris, Nietneria, Petrosavia, Protolirion*. Своеобразное губчатое строение тесты у вида *Campynema lineare* наводит на мысль о возможном его родстве с сем. *Alstroemeriaceae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Dahlgren R., Lu A.-M. The genus *Campynemanthe* (*Campynemataceae*): morphology, microsporogenesis, early ontogeny and relationships // Nord. J. Bot. 1985. Vol. 5. N 4. P. 321—330.

Dumortier B. C. Analyse des Familles des Plantes. Tourney, 1829.

Dutt B. S. Hypoxidaceae // Bull. Indian Nat. Acad. Sci. 1970. Vol. 41. P. 368-372.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. 1. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.

Goldblatt P. Systematics and relationships of the bigeneric Pacific family *Campynemataceae* (*Liliales*) // Bull. Mus. Nath. Hist. nat. 1986. Vol. 8. N 2. P. 117—132.

Huber H. Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhaltnisse der Liliiflorae // Mitt. Bot. Staatssamml. 1969. Bd 8. S. 219—538.

Hutchinson J. The families of flowering plants. Vol. 2. Oxford, 1959.

Hutchinson J. The families of flowering plants arranged according to a new system based on their probable phylogeny. Oxford, 1973.

Melchior H. Reihe Liliiflorae // A. Engler. Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1964. S. 513—542.

Pax F., Hoffmann K. Amaryllidaceae // A. Engler, K. Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien. 2 ed. 1930. Bd 15A. S. 392—430.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 II 1994

SUMMARY

The anatomy and ultrasculpture of seeds in the genera *Campynema* and *Campynemanthe* are studied. These genera have both differences and common characteristic combination of features of seed structure. The similarity in seed structure with *Iridaceae* particularly in *Campynemanthe*, earlier noted by H. Huber (1969), does not appear to indicate close relationship due to unlikeness in other morphological and embryological features. Some similarity in seed coat of *Campynema* and *Alstroemeriaceae* is observed. The *Campynemataceae* is likely to be most closely related to *Melanthiaceae*, especially to genera *Aletris, Nietneria, Tofieldia, Japonolirion, Petrosavia.*

УДК 634.0.416.1. : 582.475.4

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 5

С. Н. Горошкевич

О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ И РАЗВИТИИ ПОБЕГОВ *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*)

S. N. GOROSHKEVICH. ON THE MORPHOLOGICAL STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF SHOOTS IN *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*)

Показаны различия в морфологической структуре зрелых женских, мужских и стерильных побегов *Pinus sibirica.* Установлено, что у женских побегов в течение одного вегетационного периода формируется 2 почки и происходит рост растяжением 2 элементарных побегов.

Изучение морфологической структуры и развития побегов у древесных растений необходимо для формирования правильного представления о причинах изменчивости и для разработки способов прогнозирования и регулирования семенной продуктивности. Особенности органогенеза побегов оказывают прямое влияние на семенную продуктивность (так как обусловливают количество заложившихся генеративных органов), а также косвенное (так как благодаря им в дальнейшем формируется определенная структура кроны). Большое значение имеет изучение развития побегов кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour в связи с необходимостью создания в будущем специализированных плантаций с максимально высокой и относительно постоянной семенной продуктивностью, ранним началом семеношения и оптимальной структурой кроны.

В литературе имеется значительное количество публикаций, посвященных изучению формирования почек и побегов кедра сибирского. Работы проводились в южной тайге Западно-Сибирской равнины (Некрасова, 1961, 1966, 1972) и в низкогорье Западного Саяна (Николаева, 1965, 1975; Минина, 1971; Минина, Ларионова, 1979). Подробно описаны динамика сезонной активности апикальной меристемы побега, последовательность и сроки заложения примордиев разных типов. Вместе с тем необходимо отметить, что по некоторым вопросам имеются значительные разногласия, например по времени заложения латеральных ауксибластов. Изучение их формирования на побегах женского типа представляется важным для регулирования семенной продуктивности деревьев, поскольку эпизодическое участие массы латеральных побегов в семеношении имеет большое значение для урожая семян (Воробьев, 1983). Задача настоящей работы — рассмотреть морфологическую структуру зрелых побегов различных половых типов (состав и взаиморасположение метамеров), а также установить сроки заложения различных элементов годичного побега кедра сибирского.

Материал и методика

Основной материал был собран в 1985 г. в черневом подпоясе Северо-Восточного Алтая на высоте 450 м над ур. м. Природные условия района оптимальны для произрастания кедра сибирского. Климат циклонический, с умеренным тепловым режимом. Для сбора образцов было использовано 25 деревьев из припоселкового кедровника, расположенного на террасе Телецкого оз. около пос. Яйлю — центра Алтайского государственного заповедника. Возраст деревьев 80—100 лет, диаметр ствола 40—45 см, высота 16—23 м.

Для характеристики морфологической структуры побегов на каждом дереве отбирали по 5 типичных женских и мужских ветвей, т. е. таких, которые располагались в средних частях женского либо мужского яруса кроны, имели возраст не менее 15 лет и на протяжении последних 10 лет сохраняли способность к соответствующему типу сексуализации. На каждой ветви восстанавливали морфологическую структуру годичных побегов, т. е. состав, последовательность и количество метамеров различных типов за последние 10 лет (с 1976 по 1985 г.). В случае опадения органов их количество восстанавливали при помощи ретроспективного метода по следам на коре стебля (Горчаковский, 1958; Воробьев, Горошкевич, 1989; Воробьев и др., 1990).

Изучение формирования почек проведено в Некрасовском припоселковом кедровнике (южная подзона тайги, Томская обл.) в 1990 г. Возраст деревьев — около 150 лет, диаметр ствола 55—60 см, высота 20—25 м. Было проведено три сбора — 19 апреля, 24 мая и 6 июня. Для сборов использовали одни и те же 5 деревьев (по 3 почки с побегов женского типа). Из продольных срезов почек изготавливали временные препараты и рассматривали их под микроскопом МБС-9 при 16-кратном увеличении.

Результаты исследований

Ауксибласты *Pinus* образуют листья только одного типа — чешуйчатые катафиллы. В зависимости от степени растяжения междоузлий, а также наличия пазушных образований катафиллы подразделяются на покровные почечные, стерильные и фертильные (Doak, 1935). Покровные почечные катафиллы характеризуются очень короткими междоузлиями, а фертильные — наличием пазушных побегов (Некрасова, 1972). В соответствии с этими представлениями рассмотрим структуру годичных побегов кедра сибирского.

На рис. 1 показаны отрезки ветвей, имеющих последний годичный побег. На оси ветви зона покровных почечных катафиллов выглядит как короткий голый участок стебля с очень тесно расположенными, неглубокими, слегка изогнутыми рубцами. Рубцы — места прикрепления оснований покровных катафиллов, опадающих вскоре после окончания роста побега растяжением. На мужском побеге (рис. 1, *б*) непосредственно над зоной покровных катафиллов располагаются стерильные катафиллы. Междоузлия в этой зоне заметно растянуты. Остальную часть побега занимает зона фертильных катафиллов. Ее пазушные образования расположены в следующем порядке: микростробилы, брахибласты, ауксибласты. Обычно наиболее многочисленны микростробилы (14.9 ± 0.4; lim 3—32). Брахибластов почти всегда значительно меньше (7.3 ± ± 0.3; lim 1—16). Латеральные ауксибласты не являются обязательным элементом мужского побега. По нашим данным, их имели 25% побегов. На каждом из них был только один латеральный ауксибласт. Во всех случаях он был расположен строго дистально, в пазухе самого последнего фертильного катафилла.

Женские побеги обычно имеют более сложную структуру (рис. 1, *а*). Непосредственно над покровными катафиллами находится небольшая зона фертильных катафиллов с расположенными в их пазухах брахибластами и ауксибластами. Междоузлия в этой зоне очень короткие, и поэтому создается впечатление, что брахибласты и ауксибласты находятся на одном уровне. Однако при последовательном рассмотрении положения этих органов на ге-

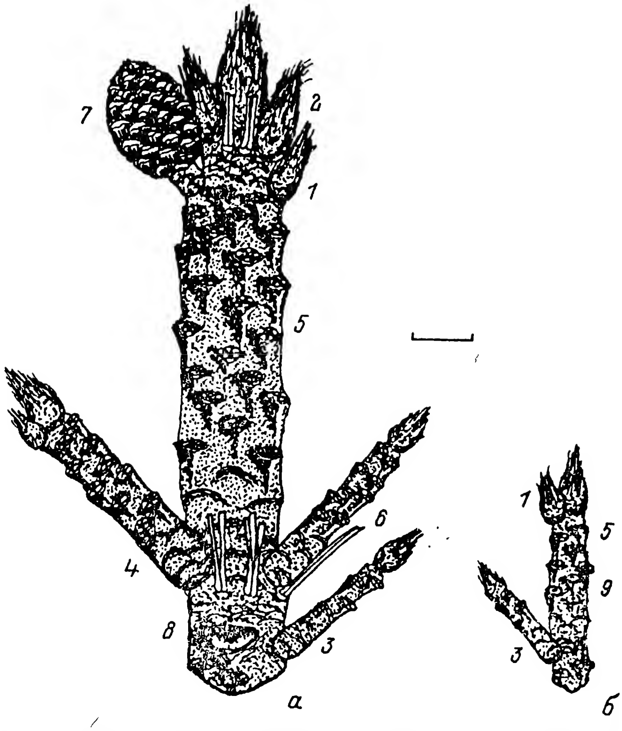


Рис. 1. Женский (*а*) и мужской (*б*) побеги кедра сибирского.

1, 2 — латеральные почки основной (*1*) и дополнительной (*2*) зон; *3, 4* — латеральные ауксибласты основной (*3*) и дополнительной (*4*) зон; *5, 6* — брахибласты основной (*5*) и дополнительной (*6*) зон; *7* — женская шишка; *8* — след от женской шишки; *9* — следы от микростробилов. Хвоя брахибластов основной зоны удалена полностью, дополнительной — частично. Масштабная линейка — 1 см.

нетической спирали выявлено, что ауксибласты всегда расположены выше по оси побега, чем брахибласты. Количество метамеров в этой зоне невелико. Брахибластов обычно несколько больше (3.2 ± 0.2; lim 0—11), чем ауксибластов (2.1 ± 0.1; lim 0—6). Выше по оси побега следует зона стерильных катафиллов (17.5 ± 0.3; lim 9—31). Основную часть побега занимает большая зона фертильных катафиллов. Подавляющее большинство пазушных образований этой зоны составляют брахибласты (53.0 ±2.2; lim 18—111), и лишь в дистальной части располагаются ауксибласты (1.0 ± 0.1; lim 0—5) и женские шишки (2.1 ± 0.1; lim 1—6). Взаиморасположение этих трех типов пазушных побегов всегда однозначно. Ауксибласты на генетической спирали осевого побега располагаются между брахибластами и женскими шишками. Следует отметить, что латеральные ауксибласты в этой зоне нередко отсутствуют (18% побегов). В этом случае шишки располагаются непосредственно за брахибластами. Самая дистальная женская шишка всегда является последним пазушным образованием большой зоны фертильных катафиллов. Выше нее располагаются покровные катафиллы следующего побега.

Таким образом, мужские побеги имеют одну, а женские — две зоны фертильных катафиллов. Первая зона всегда значительно меньше второй по количеству метамеров (соответственно 5.3 ± 0.3 и 56.1 ± 2.6). В дальнейшем вторую зону фертильных катафиллов будем называть основной, а первую — дополнительной. Брахибласты и ауксибласты имеются в обеих зонах. Однако их соотношение в двух зонах различается: в основной зоне — 53 : 1, в дополнительной — 1.5 : 1.

Метамеры дополнительной зоны фертильных катафиллов появляются из терминальной почки незадолго до окончания роста женских побегов растя-

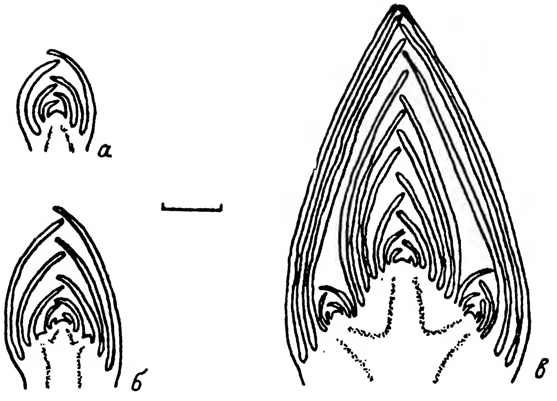


Рис. 2. Заложение и раннее развитие метамеров дополнительной зоны фертильных катафиллов на побегах женского типа.

а — 19 апреля, *б* — 24 мая, *в* — 6 июня. Масштабная линейка — 1 мм.

жением, обычно в начале июля. Хвоя брахибластов этой зоны начинает рост почти на месяц позже, чем хвоя брахибластов основной зоны. В конце вегетационного периода в привершинной части женского побега четко различимы 2 мутовки латеральных почек (рис. 1, *а*). В нижней мутовке вместе с латеральными вегетативными почками находятся однолетние шишки, верхняя мутовка образована почками дополнительной зоны фертильных катафиллов. На следующий год рост растяжением латеральных ауксибластов обеих мутовок происходит одновременно. Ауксибласты основной зоны всегда уступают по размеру ауксибластам дополнительной зоны.

В зимующей почке женского типа (сбор 19 апреля) имеется только одна (основная) зона фертильных катафиллов с пазушными зачатками, в дистальной части которой находятся крупные недифференцированные примордии будущих шишек. Апикальная меристема прикрыта несколькими покровными почечными катафиллами (рис. 2, *а*). Сбор, проведенный 24 мая, показал, что к этому времени заложилось несколько новых катафиллов и в пазухах некоторых из них появились недифференцированные примордии (рис. 2, *б*). К 6 июня число катафиллов в формирующейся почке значительно возросло, а число пазушных зачатков осталось прежним. Каждый из них увеличился в размерах и образовал несколько собственных катафиллов (рис. 2, *в*).

Наличие дополнительной зоны фертильных катафиллов связано не столько с сексуализацией, сколько с размером побега. Об этом убедительно свидетельствует анализ морфологической структуры стерильных побегов. Наиболее мощные из них, приближающиеся по размеру к женским, имеют дополнительную зону фертильных катафиллов с брахибластами и ауксибластами. У большинства стерильных побегов, сходных по размеру с мужскими, дополнительная зона фертильных катафиллов отсутствует.

Обсуждение результатов

Все виды *Pinus* делятся на две группы по морфологической структуре годичного побега (Shaw, 1914; Kozlowski, 1971). Виды, образующие в течение года одну зону стерильных и одну зону фертильных катафиллов, называются моноциклическими. Это главным образом сосны северной части умеренного пояса, такие как *P. sylvestris* L. (Henry, 1846, и др.), *P. monticola* Dougl. (Owens, Molder, 1977), *P. resinosa* Ait. (Sucoff, 1971), *P. lambertiana* Dougl. и

P. ponderosa Laws. (Sacher, 1954). Большинство видов *Pinus* являются полициклическими и образуют в течение года несколько зон фертильных катафиллов, перемежающихся на оси побега с несколькими зонами стерильных катафиллов. Это явление отмечается не только для большинства тропических и субтропических видов (Lanner, Hinkle, 1970; Chudnoff, Geary, 1973; Bollman, Sweet, 1976), но и для многих сосен умеренного пояса: *P. taeda* L. (Boyer, 1970), *P. elliottii* Engelm. (Lanner, 1978), *P. palustris* Mill. (Allen, Scarbrough, 1970) и даже для таких бореальных видов, как *P. contorta* Dougl. (Berg, Lanner, 1971; Owens, Molder, 1975) и *P. banksiana* Lamb. (Curtis, Popham, 1972). Образование полициклического годичного побега сосны может происходить двумя путями (Lanner, 1976): 1) путем заложения полициклических зимующих почек, из которых в следующем году развивается полициклический побег; 2) путем формирования дополнительных элементарных побегов из почек, заложившихся в этом же сезоне (так называемые «летние» побеги). Нередко годичный побег состоит из элементарных побегов различного происхождения. Так, по данным H. Tepper (1963), годичный побег *P. echinata* Mill. может состоять из 4 элементарных побегов, причем 2 побега образуются посредством развертывания зимующей почки, а еще 2 развиваются из временных почек без периода покоя, т. е. как летние побеги.

Согласно имеющимся в литературе сведениям, побеги *P. sibirica* имеют одну зону фертильных катафиллов (Некрасова, 1966, 1972), а заложение пазушных образований происходит в течение одного непрерывного цикла (Минина, 1971). Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что годичный побег кедра сибирского может состоять из 2 элементарных побегов.

Выше было отмечено, что в литературе, посвященной рассмотрению сроков и последовательности заложения органов в почках кедра сибирского, имеются значительные противоречия. Рассмотрим их более подробно. Т. П. Некрасова (1972) считает, что зачатки латеральных ауксибластов являются последними пазушными образованиями формирующейся почки и закладываются в августе непосредственно после заложения шишек. По мнению Е. Г. Мининой (1971), примордии латеральных ауксибластов — это первые пазушные образования формирующейся почки, закладывающиеся в начале вегетационного сезона. Несмотря на разногласия в определении сроков образования зачатков латеральных вегетативных почек, Некрасова (1972) и Минина (1971) полагают, что заложение почек побегов всех типов происходит приблизительно в одно и то же время.

Из приведенных выше результатов следует, что сроки заложения латеральных ауксибластов на побегах различных типов могут не совпадать. Используем в качестве точки отсчета зону покровных почечных катафиллов. Относительно сроков их заложения у всех исследователей сложилось единое мнение. Покровные катафиллы закладываются в самом конце вегетационного сезона (Doak, 1935; Минина, 1962; Некрасова, 1966; Николаева, 1975). В зимних почках сосны они располагаются между последними пазушными зачатками и апикальной меристемой (Sacher, 1954; Owston, 1969). Все типы побегов кедра сибирского могут иметь латеральные ауксибласты, расположенные ниже зоны покровных почечных катафиллов. На генетической спирали они всегда располагаются непосредственно после брахибластов. Их заложение в конце вегетационного сезона не вызывает сомнений. На мужских и стерильных побегах латеральные ауксибласты являются последними пазушными образованиями основной зоны фертильных катафиллов. На женских побегах они всегда располагаются на генетической спирали ниже, чем шишки. Боковые побеги, расположенные приблизительно на одном уровне с женскими шишками, были впервые описаны у кедра сибирского Некрасовой (1972), которая объясняет их возникновение следующим образом: при определенных обстоятельствах условия, необходимые для заложения шишек, создаются, быстро исчерпываются, затем возникают вновь; не прошедшие сексуализацию зачатки развиваются в вегетативные побеги. По нашим данным, латеральный ауксибласт не может располагаться на генетической спирали между шишками, равно как и шишка не может располагаться между ауксибластами. Следовательно, заложение латеральных ауксибластов после брахибластов перед шишками является закономерным этапом органогенеза женского побега, а процесс заложения каждого типа пазушных побегов в норме необратим.

Более сложным является вопрос о сроках заложения на женских побегах метамеров дополнительной зоны фертильных катафиллов — брахибластов и ауксибластов. Минина (1971) и Некрасова (1972) полагают, что эти органы закладываются в разные сезоны. О разногласиях исследователей в определении сроков заложения основной мутовки латеральных ауксибластов было сказано выше. Противоречивы и представления о сроках заложения брахибластов дополнительной зоны фертильных катафиллов. Авторы, изучавшие органогенез женских побегов кедра сибирского, обратили внимание на появление в июле в привершинной части побегов необычных брахибластов, хвоя которых вдвое короче обычной (Некрасова, 1972) и занимает строго вертикальное «стоячее» положение, в то время как хвоя обычных брахибластов, изгибаясь, принимает висячее положение (Минина, 1971). Согласно Некрасовой (1972), зачатки таких брахибластов образуются в начале вегетационного периода и развиваются из молодой формирующейся почки. Минина (1971) считает, что эти органы образуются в конце вегетационного периода после заложения женских шишек перед заложением покровных катафиллов. Таким образом, в обоих случаях заложение брахибластов дополнительной зоны фертильных катафиллов рассматривается независимо от заложения латеральных ауксибластов этой же зоны и их образование считается этапами формирования почки простого моноциклического побега. По нашим данным, брахибласты и ауксибласты дополнительной зоны фертильных катафиллов располагаются на оси побега очень тесно, обособлены зонами покровных и стерильных катафиллов, развиваются параллельно и фактически образуют отдельную почку, которая после роста растяжением дает элементарный побег. Поэтому близость сроков заложения всех пазушных структур дополнительной зоны фертильных катафиллов не вызывает сомнения.

Когда же это происходит — в конце одного или в начале следующего сезона роста? Анализ приведенных выше результатов изучения развития почек однозначно свидетельствует в пользу весеннего заложения метамеров дополнительной зоны фертильных катафиллов. Зимующие почки, безусловно, являются, моноциклическими. По мнению Е. Г. Мининой (1971), Т. П. Некрасовой (1972) и А. Н. Николаевой (1975), у кедра сибирского заложение первых пазушных примордиев происходит в середине или в конце июня. По нашим же данным, новые пазушные зачатки появляются уже в конце мая, причем в небольшом количестве. За 2 недели (от второго до третьего срока) их число не увеличивается. Очевидно, что в работах Мининой, Некрасовой и Николаевой речь идет о пазушных органах основной зоны фертильных катафиллов, а в нашем исследовании установлены сроки образования брахибластов и ауксибластов дополнительной зоны. Они закладываются в конце мая—начале июня, за месяц проходят эмбриональную стадию развития и уже в начале июля переходят к росту растяжением.

Таким образом, покровные катафиллы и дополнительная зона фертильных катафиллов образуют обособленную почку, из которой в этом же сезоне развивается летний побег. Некрасова (1972) также рассматривала появившуюся в начале июля молодую хвою в привершинной части ветви как «иванов» побег, но считала это явление аномалией, связанной с нарушением типичного хода развития вследствие особенностей погоды летних месяцев. По нашим данным, развитие летних побегов происходит ежегодно, это нормальное явление для крупных побегов кедра сибирского. Характер дальнейшего развития метамеров дополнительной зоны фертильных катафиллов предопределен при их заложении. Независимо от погодных условий сезона они будут развиваться как летний побег. В связи с этим, очевидно, необходимо различать описанный для кедра сибирского аномальный взрыв побегообразования из только что сформированных почек, которые должны были раскрыться в следующем сезоне (Храмова, 1964), и летний побег как проявление нормального хода развития. Последнее характерно для многих видов *Pinus*. Формирование летнего побега у *P. elliottii* совпадает с началом линейного роста весеннего побега (Lanner, 1978). Летние побеги имеют значительно меньшую по сравнению с весенними длину оси у *P. echinata*, *P. rigida* Mill. (Tepper, 1963) и *P. taeda* (Smith et al., 1970). Хвоя летних побегов в 1.5—3.5 раза короче хвои весенних побегов у *P. brutia* Ten. (Bucovac, Wildmoyer, 1980) и *P. halepensis* Mill. (Serre, 1976). У *P. monophylla* Torrey, *P. quadrifolia* Sud. и *P. edulis* Engelm. основная мутовка латеральных ауксибластов образуется не на весеннем, а на летнем побеге, причем летние побеги имеются лишь на наиболее мощных ветвях верхней части кроны (Lanner, 1970). Последнее характерно также для *P. taeda*, у которого летний побег отмечается лишь на крупных женских ветвях и отсутствует на мужских (Greenwood, 1980). Все перечисленные особенности в той или иной мере характерны и для описанных в настоящей работе летних побегов кедра сибирского.

В заключение коснемся вопроса о классификации этапов формирования почки. Некрасова (1972) в качестве ведущего критерия их выделения рассматривает характер возникающих катафиллов и в соответствии с этим выделяет три этапа морфогенеза (заложение покровных почечных, стерильных и фертильных катафиллов). В этом случае существенные различия между побегами разных половых типов не находят отражения в классификации. Кроме того, как было сказано выше, для некоторых типов побегов этап заложения фертильных катафиллов оказывается разделенным во времени, так как между двумя зонами фертильных катафиллов имеются стерильные.

Минина (1971) полагает, что едва ли правильно считать ведущими критериями классификации этапов морфогенеза стерильность и фертильность катафиллов, так как примордии любых органов являются продуктами апикальной меристемы. Минина (1971) выделяет этапы заложения катафиллов, ауксибластов и брахибластов у всех типов побегов, а также этапы заложения микростробилов и шишек у генеративных побегов. Тем самым в качестве равноценных этапов рассматриваются заложение листовых и заложение пазушных примордиев. При этом происходит наложение во времени двух этапов, так как пазушные примордии проксимальных катафиллов образуются в то время, когда еще происходит заложение дистальных катафиллов (Николаева, 1975).

На зачаточных ауксибластах сосны образуются однообразные листоподобные органы — катафиллы. Однако одновременно с заложением катафиллов от апекса отчленяются также и участки пазушной меристемы, направление дальнейшего развития которых в значительной степени предопределено сроками заложения катафиллов и их локализацией на оси зачаточного побега. Поэтому мы полагаем, что этапами формирования почек у сосен следует считать последовательности заложения серий метамеров, различающихся по характеру, активности и результатам деятельности пазушных меристем. Для каждого из выделенных таким образом этапов необходимо различать время заложения катафиллов, появления недифференцированных пазушных примордиев и их дифференциации.

Таким образом, побеги различных половых типов различаются по составу и последовательности заложения метамеров. Крупные побеги — женские и часть стерильных — в течение одного сезона роста образуют 2 почки и 2 элементарных побега. В начале сезона закладывается временная почка, из которой без периода покоя развивается летний, т. е. 2-й в текущем сезоне, элементарный побег. Затем формируется зимующая почка, из которой в следующем сезоне развивается 1-й, т. е. весенний, элементарный побег. Брахибласты и латеральные ауксибласты имеются на каждом элементарном побеге. Мелкие побеги — мужские и большинство стерильных — образуют в течение сезона роста 1 (зимующую) почку и 1 (весенний) элементарный побег.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьев В. Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск, 1983. 254 с.

Воробьев В. Н., Горошкевич С. Н. Методика ретроспективного изучения динамики мужского «цветения» *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 554—557.

Воробьев В. Н., Горошкевич С. Н., Савчук Д. А. Ретроспективное изучение динамики половой репродукции кедра сибирского // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. Тез. докл. 5 Всесоюз. совещ. по вопросам дендрохронологии. Свердловск, 1990. С. 33—34.

Горчаковский П. Л. Новое в методике исследования динамики семеношения хвойных // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 10. С 1445—1449.

Минина Е. Г. О жизнедеятельности почек в связи с сексуализацией у лесных древесных растений // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 7. С. 938—944.

Минина Е. Г. О морфогенезе кедра сибирского // Лесоведение. 1971. № 4. С. 27—36.

Минина Е. Г., Ларионова Н. А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М., 1979. 215 с.

Некрасова Т. П. Плодоношение кедра в Западной Сибири. Новосибирск, 1961. 70 с.

Некрасова Т. П. Заложение и развитие почек у кедра сибирского // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1966. № 12. Вып. 3. С. 62—66.

Некрасова Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, 1972. 275 с.

Николаева А. Н. Особенности биологии цветения кедра сибирского в условиях Западного Саяна // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1965. № 8. Вып. 2. С. 76—79.

Николаева А. Н. Органогенез кедра сибирского на Западном Саяне // Лесоведение. 1975. № 4. С. 86—92.

Храмова Н. Ф. Прививки как метод создания семенных участков кедра и кедровых садов в Новосибирской области // Тр. по лесному хозяйству Сибири. 1964. Вып. 8. С. 139—144.

Allen R. M., Scarbrough B. M. Morphology and length correlated in terminal flushes of longleaf pine saplings // USDA Forest Serv. Res. Pap. SO-55. 1970. P. 1—15.

Berg D. A. van den, Lanner R. M. Bud development in lodgepole pine // Forest Sci. 1971. Vol. 17. N 4. P. 479—486.

Bollman M. P., Sweet G. B. Bud morphogenesis of *Pinus radiata* in New Zealand. 1. The initiation and extension of the leading shoot of one clone at two sites // New Zeal. J. Forest Sci. 1976. Vol. 6. N 3. P. 376—392.

Boyer W. D. Shoot growth patterns of young loblolly pine // Forest Sci. 1970. Vol. 16. N 4. P. 472—482.

Bucovac M. J., Wildmoyer F. B. Observations on leaf characteristics of Afganistan pine // J. Amer. Soc. Hortic. Sci. 1980. Vol. 105. N 3. P. 293—297.

Chudnoff M., Geary T. F. Terminal shoot elongation and cambial growth rhythms in *Pinus caribaea* // Commonw. Forest Rev. 1973. Vol. 52. N 4. P. 317—324.

Curtis Y. D., Popham R. A. The developmental anatomy of long branch terminal buds of *Pinus banksiana* // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59. N 2. P. 194—202.

Doak C. C. Evolution of foliar types, dwarf shoots and cone scales of *Pinus* // Ill. Biol. Monogr. 1935. Vol. 13. N 3. P. 7—103.

Greenwood M. S. Reproductive development in loblolly pine. 1. The early development of male and female strobili in relation to the long shoot growth behavior // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67. N 10. P. 1414—1422.

Henry A. Knospenbilder, ein Beitrag zur Kenntniss der Laubknospen und der Verzweigungsart der Pflanzen // Nova Acta Leop.-Carol. Akad. Vehr. 1846. Bd 22. S. 171—342.

Kozlowski T. T. Growth and development of trees. Vol. 1. N. Y., 1971. 443 p.

Lanner R. M. Origin of the summer shoot of pinion pines // Can. J. Bot. 1970. Vol. 48. N 10. P. 1759—1765.

Lanner R. M. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential // Tree physiology and yield improvement. London, 1976. P. 223—243.

Lanner R. M. Development of the terminal bud and shoot of slash pine saplings // Forest Sci. 1978. Vol. 24. N 2. P. 167—179.

Lanner R. M., Hinkle E. H. Some shoot and cone characteristics of Taiwan red pine // Pacif. Sci. 1970. Vol. 24. N 3. P. 414—416.

Owens J. N., Molder M. Long-shoot terminal bud development of *Pinus contorta* // Symposium: Management of lodgepole pine ecosystems. Washington, 1975. Vol. 1. P. 86—104.

Owens J. N., Molder M. Development of long-shoot terminal buds of western white pine (*Pinus monticola* Dougl.) // Can. J. Bot. 1977. Vol. 55. P. 1308—1321.

Owston P. W. The shoot apex in eastern white pine: its structure, seasonal development and variation within crown // Can. J. Bot. 1969. Vol. 47. N 7. P. 1181—1188.

Sacher J. A. Structure and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa* // Amer. J. Bot. 1954. Vol. 41. N 9. P. 749—759.

Serre F. Les rapport de la croissance et du climat chez le pin d'Alep *Pinus halepensis* Mill. II. L'allongement des pousses et des aiguille et le climat. Discussion generale // Oecol. Plant. 1976. Vol. 11. N 3. P. 201—224.

Shaw G. R. The genus *Pinus* // Publ. Arnold Arbor. 1914. Vol. 5. P. 1—96.

Smith W. H., Switzer G. L., Nelson L. E. Development of the shoot system of young loblolly pine. 1. Apical growth and nitrogen concentration // Forest Sci. 1970. Vol. 16. N 4. P. 483—490.

Sucoff E. Timing and rate of bud formation in *Pinus resinosa* // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. N 10. P. 1821—1832.

Tepper H. B. Leader growth of young pitch and shortleaf pines // Forest Sci. 1963. Vol. 9. N 3. P. 344—353.

Отдел кедровых лесов Института леса
и древесины СО РАН
Томск

Получено 12 III 1991

SUMMARY

The morphological structure of mature shoots of different sex patterns (the composition and relative position of metamers) was examined. The dates of initiation of different elements of an annual shoot were determined. Vigorous shoots (female and some of sexless) were found to initiate two buds and two elementary shoots during the growing season. At the begining of the season a temporal bud is initiated giving rise to the summer shoot, the second one which is formed during the season without any period of dormancy. Then a winter bud is formed producing the first spring elementary shoot in the next season. There were short shoots and lateral long shoots on each elementary shoot. Weak shoots (male and most of the sexless ones) produce one winter bud and one spring elementary shoot during the growing season.

УДК 577.472.(470.111)
© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 5

Н. В. Вехов

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛОВ ВОДНЫХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С АНТРОПОГЕННЫМ ВОЗДЕЙСТВИЕМ В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ (РОССИЯ)

N. V. VEKHOV. THE EXPANSION OF THE RANGES OF WATER VASCULAR PLANTS IN THE TAIGA ZONE OF ARKHANGELSK REGION (RUSSIA) AS IMPACTED BY ANTHROPOGENIC FACTORS

Рассмотрено распространение индикаторов прогрессирующего антропогенного воздействия в очагах хозяйственного освоения таежной зоны (*Typha latifolia, Elodea canadensis, Stratoites aloides, Hydrocharis morsus-ranae*) в пределах Онего-Двинского водораздела, бассейна р. Кены и левобережья р. Онеги (Плесецкий р-н Архангельской обл.). Выявлены особенности биотопического распределения этих растений в связи со спецификой водоемов и водотоков и причины возможного расселения при изменениях экологической обстановки в водных экосистемах под влиянием антропогенного пресса. Расширение ареалов в таежной зоне обусловлено широкими возможностями разноса в зонах хозяйственного освоения покоящихся стадий и живых обрывков растений и последующей акклиматизации вселенцев. Вспышка развития этих растений связана с прогрессирующим антропогенным евтрофированием природных вод.

Среди последствий антропогенного воздействия на природные комплексы в очагах хозяйственного освоения на севере таежной и в тундровой зонах — вселение неспецифических для региона видов сосудистых растений, их доминирование в производных сообществах, деградация естественных группировок и резкое увеличение обилия гидро- и гидатофитов. Выявлены виды-индикаторы подобных изменений в водных экосистемах (Вехов, 1990, 1991а—в). Среди таких видов выделяются растения, которые вне очагов освоения либо не встречаются, либо встречаются редко, либо малочисленны и не достигают заметного обилия: это водокрас обыкновенный *Hydrocharis morsus-ranae* L., элодея канадская *Elodea canadensis* Michx., телорез алоэвидный *Stratoites aloides* L. и рогоз широколистный *Typha latifolia* L.

Со времени выхода в свет последней обобщающей сводки (Флора..., 1974) и нескольких частных работ (Постовалова, 1966, 1969; Потокина, 1985), касающихся распространения этих водных растений на европейском севере России, новой информации об их ареалах не появилось, хотя она важна для изучения проблемы антропогенной трансформации гидрофильной флоры.

В июле—августе 1992 г. автором получены новые сведения о специфике распространения и особенностях структуры зарослей этих видов на территориях хозяйственного освоения. Результаты представлены далее.

В Плесецком р-не Архангельской обл. (62°10′—63°20′ с. ш., переходная зона от средней к северной тайге) были обследованы различные естественные и искусственные водоемы и водотоки (рис. 1) на территориях отдельных крупных и мелких очагов и зон хозяйственного освоения, удаленных друг от друга на 10—50 км, связанных между собой транспортными коммуникациями и занятых промышленными предприятиями, сельскохозяйственными угодьями, фермами, населенными пунктами (участки территории таежной зоны с условно максимальной и средней суммарной нагрузкой антропогенных факторов), а также на менее освоенных участках ландшафтов (с условно минимальной суммарной антропогенной нагрузкой) в районах лесоразработок и сельского хозяйства. В целом для обследованной территории характерно чередование отдельных очагов хозяйственного освоения с менее освоенными участками, что типично для таежной территории европейской России. Местонахождения водных сосудистых растений показаны на рис. 2. Обнаруженные виды осок определены А. Н. Кулиевым (Москва, Россия), а харовые водоросли — Б. Ф. Свириденко (Петропавловск, Казахстан). Пользуясь случаем, автор выражает им свою искреннюю признательность.

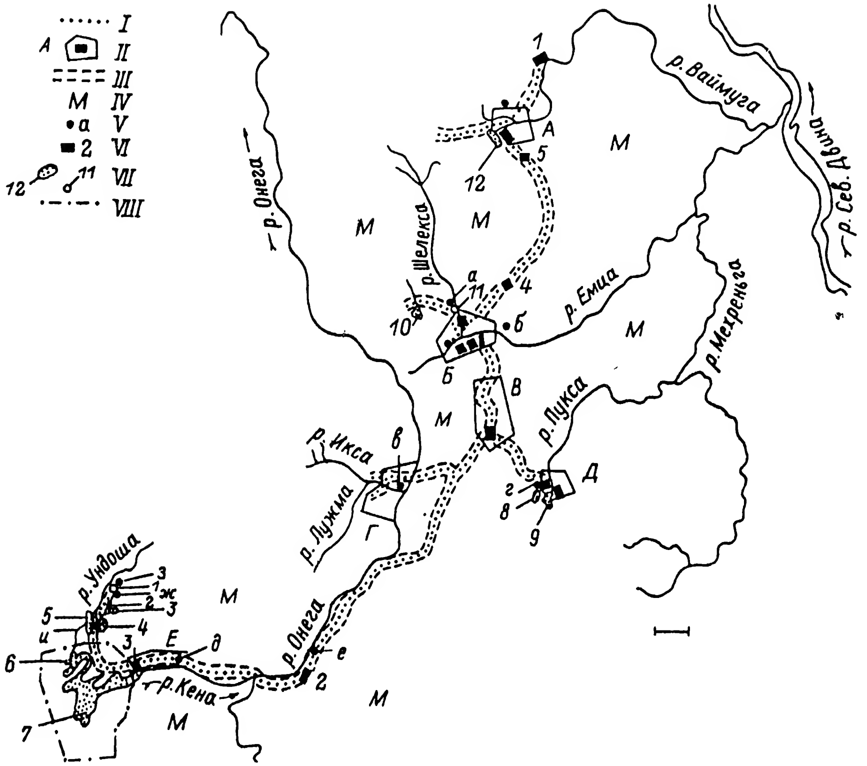


Рис. 1. Обследованная территория и антропогенная нагрузка.

I — экспедиционные маршруты вдоль транспортных магистралей (шоссе, гравийно-песчаных, грунтовых лесных и полевых дорог); *II* — отдельные крупные очаги хозяйственной деятельности (условно максимальная суммарная нагрузка антропогенных факторов): *А* — пос. Обозерский, ст. Обозерская, Обозерский цементный завод, д. Малые Озерки, пос. им. генерала Полбина; *Б* — пос. Савинский, устье р. Шелексы, Савинский асбестоцементный завод, д. Шестово и другие населенные пункты и освоенные участки; *В* — пос. Плесецк и прилегающие территории; *Г* — пос. Североонежск, Североонежский бокситовый рудник, устье р. Иксы; *Д* — пос. Пуксоозеро, Пуксоозерский целлюлозный комбинат; *Е* — устье р. Кены; *III* — локальные очаги хозяйственной деятельности вдоль транспортных магистралей и в долинах рек (условно средняя суммарная нагрузка антропогенных факторов); *IV* — участки с условно минимальной суммарной нагрузкой антропогенных факторов; *V* — деревни и мелкие поселки: *а* — пос. 19 квартала, *б* — пос. Реки Емцы, *в* — д. Тарасово, *г* — пос. Белое Озеро, *д* — д. Самково, *е* — д. Филипповская, *ж* — д. Кузьминка, *з* — д. Преснецовская, *и* — д. Новины; *VI* — крупные поселки и деревни: *1* — д. Самодед и ст. Пермилово, *2* — д. Конево, *3* — д. Першлахта, *4* — ст. Емца, *5* — пос. Летнеозерский; *VII* — группы озер и отдельные озера: *1* — Малшозеро, *2* — Долгое, *3* — Терехово, *4* — Святозеро, *5* — Почозеро, *6* — Свиное, *7* — Кенозеро, *8* — Белое, *9* — Пуксозеро, *10* — Б. Сямгозеро, *11* — близ пос. 19 квартала, *12* — Обозеро; *VIII* — условные границы проектируемого национального парка «Кенозеро». Масштабная линейка — 10 мкм.

Результаты исследований

Typha latifolia

Это единственный среди изученных водных растений широко распространенный вид. К известным ранее 6 местонахождениям в бассейнах рек Онеги и Сев. Двины в Архангельской обл. (Флора. . ., 1974; Потокина, 1985) следует добавить обнаруженные автором 48 новых точек, где выявлены изолированные группировки *T. latifolia* (рис. 2).

В регионе *T. latifolia* произрастает в основном в мелиоративных канавах, копаных ямах на полях (в бассейне р. Иксы), на заболоченных участках, образовавшихся в результате подпруживания ручьев дорожными насыпями (в бассейнах рек Кены и Онеги; на прилегающих к северному побережью оз. Кенозера таежных участках), в выемках грунта, возникших при строительстве дорог и прокладке насыпей (на всей территории), в колеях лесных грунтовых

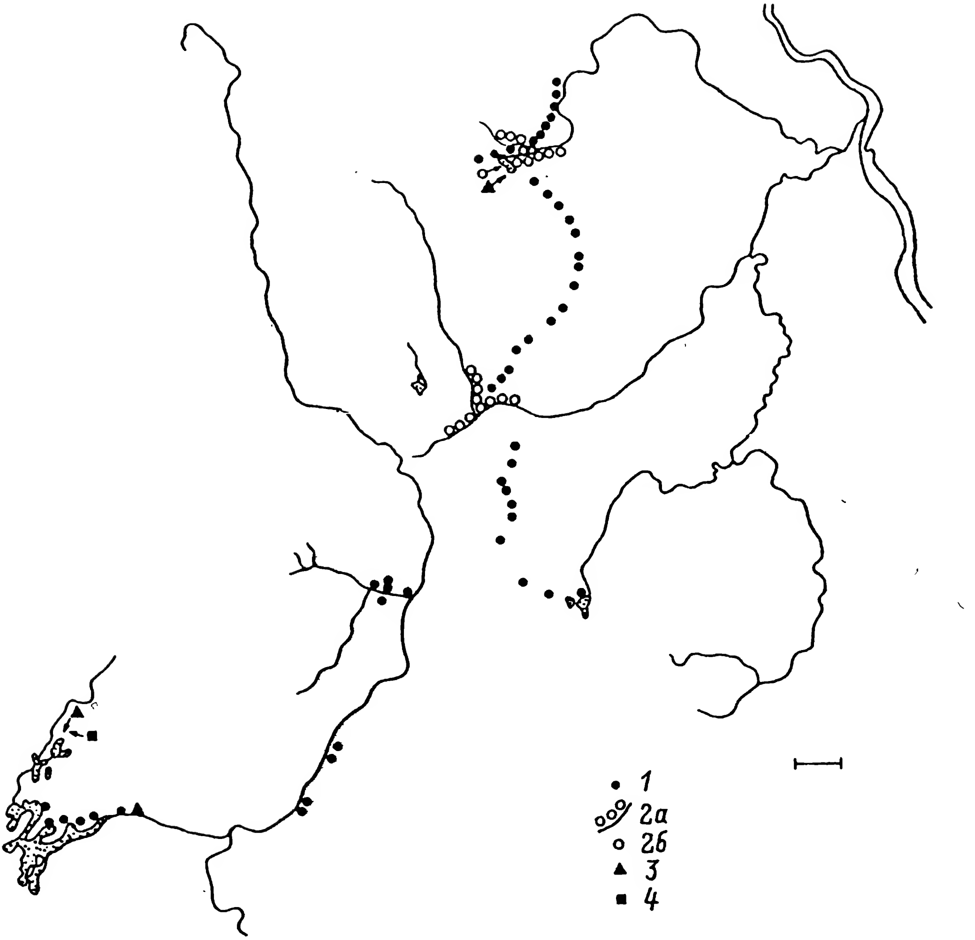


Рис. 2. Местонахождения водных сосудистых растений в бассейнах среднего течения рек Онеги и Сев. Двины.

1 — *Typha latifolia*; 2а — участки русел и пойменные озера с *Elodea canadensis*; 2б — заросли *E. canadensis* в водораздельных озерах; 3 — *Stratoites aloides*; 4 — *Hydrocharis morsus-ranae*. Масштабная линейка — 10 км.

дорог и в придорожных канавах (на всей территории), в долине заболоченного ручья среди сенокосных угодий (в пойме р. Иксы), в сточной канаве Североонежского бокситового рудника (в низовьях р. Иксы). Еще 3 местонахождения выявлены на востоке Плесецкого р-на: 2 — вдоль гравийной трассы пос. Плесецк—пос. Пуксоозеро и 1 — по руслам двух небольших ручьев, текущих по склону левого берега р. Пуксы и образовавшихся в результате сброса обогащенных органикой вод производственных корпусов Пуксоозерского целлюлозного комбината.

В каждой точке южной части региона ассоциации водных растений с *T. latifolia* занимают очень небольшие площади. Лишь в мелиоративных канавах на полях и в глубоком проточном озере (0.8—2.8 м гл.) в выемке грунта у дороги близ Североонежского бокситового рудника (в бассейне нижнего течения р. Иксы) заросли рогоза широколистного тянутся на 200—300 м вдоль берегов. В различных биотопах остальных точек были обнаружены только отдельные куртины из 3—50 особей либо небольшие заросли площадью от 10—30 до 100—300 м^2.

Еще более редок рогоз широколистный в восточной части региона, где обнаружены всего 3 местообитания, 2 из них находятся вдоль 35-километрового участка гравийной трассы от пос. Плесецк до пос. Пуксоозеро, общая протяженность зарослей на 2 участках не более 10—15 м и расположены они в придорожных канавах. Длина зарослей рогоза в руслах двух ручьев близ Пуксоозерского целлюлозного комбината достигает 5—10 м, а ширина ограничена желобом ручья (до 2—2.5 м).

В северной части региона — от пос. Плесецк до д. Самодед и ст. Пермилово Северной ж. д. — рогоз встречается намного чаще (рис. 2). Все биотопы рогоза приурочены к узкой 10—50-метровой полосе вдоль транспортных коммуникаций. В каждой точке выявлено по 1—5 биотопов водных растений с куртинами и лентовидными зарослями *T. latifolia*; биотопы удалены друг от друга на 50—200 м. Отдельные группы скоплений биотопов подобных зарослей находятся друг от друга на расстоянии до 20 км.

Группировки гидрофильных растений с участием *T. latifolia* неодинаковы в разных биотопах. Высыхающие к середине лета (к середине июля) и остающиеся до конца лета сухими всевозможные понижения рельефа в очагах освоения (копаные ямы на полях, берега заболоченного ручья на сенокосном пойменном лугу, колеи на лесных грунтовых дорогах, выемки грунта вдоль шоссе и грунтовых дорог) — самые распространенные биотопы *T. latifolia*. Здесь этот вид участвует в формировании группировок из *Alisma plantago-aquatica* L., *Ranunculus reptans* L., *Equisetum pratense* L., *E. palustre* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *Juncus bufonius* L., *J. effusus* L., *J. alpinus* Vill. и др. Они произрастают на глинисто-галечниковых грунтах. Вместе с *Galium uliginosum* L., *Callitriche hermaphroditica* L. и *Scrophularia nodosa* L. рогоз широколистный относится к малочисленным видам: отмечены одиночные растения *Typha latifolia*, отдельные куртины из 3—18 особей и группы из нескольких куртин (общая площадь последних в пределах одного биотопа 5—20 м^2).

В водоемах, образовавшихся в наиболее глубоких придорожных канавах и заболоченных понижениях (глубина 0.4—2.1 м сохраняется до конца августа), доминируют *T. latifolia* вместе с цветковыми растениями *Potamogeton berchtoldii* Fieb., *P. alpinus* Balb., водорослью *Chara fragilis* Desv. и водными мхами. Эти растения нередко покрывают до 70—85% площади дна на глубине 0.4—1.6 м. Вместе с обильными в прибрежье *Callitriche hermaphroditica*, *Eleocharis palustris* (L.) R. Br. рогоз занимает склоны канав. В подобных биотопах с меньшей глубиной (0.1—0.4 м гл.) встречаются заросли гидрофильных растений, где, кроме указанных доминирующих видов, массовы *Juncus compressus* Jacq., *J. gerardii* Lois., *Alisma plantago-aquatica*.

В самых глубоких (0.8—2.8 м гл.), постоянно заполненных водой биотопах встречены два типа зарослей. В проточном озере у дороги на Североонежский бокситовый рудник отмечены небольшие куртины из 2—8 особей и одиночные растения рогоза широколистного, разбросанные по всей акватории. Здесь наряду с *Callitriche hermaphroditica*, *Eleocharis palustris*, *Equisetum pratense*, *Alopecurus aequalis* Sobol. рогоз занимает подчиненное положение, а преобладают водные мхи, харовая водоросль *Chara fragilis*, рдесты (*Potamogeton berchtoldii*, *P. alpinus*, *P. natans* L.), *Utricularia vulgaris* L. Иной тип зарослей рогоза отмечен в мелиоративных канавах вдоль дорог на полях в придолинной части бассейна нижнего течения р. Иксы: все склоны и дно таких канав заняты густыми разрастаниями рогоза широколистного вместе с другими доминирующими водными растениями (*Sparganium simplex* Huds., *S. erectum* L., *S. minimum* Wallr., *Eleocharis palustris*, *Callitriche hermaphroditica*, *Comarum palustre* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Alisma plantago-aquatica*, *Alopecurus aequalis*).

Из всех местообитаний до конца лета вода сохраняется только в заболоченных понижениях с подпруженными ручьями в полосах стока (0.1—0.8 м гл.). Здесь на глинистых грунтах с небольшой примесью гальки *Typha latifolia* формирует заросли с амфибиотическими растениями *Menyanthes trifoliata* L., *Calla palustris* L., *Alisma plantago-aquatica, Sium latifolium* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Cicuta virosa* L., *Callitriche hermaphroditica, Eleocharis palustris, Carex acuta* L. и др. Рогоз играет доминирующую роль в структуре зарослей этих биотопов и весьма обилен.

К редким для региона типам зарослей с участием *Typha latifolia* относятся следующие: разрастания на глинисто-песчаных и песчано-глинисто-галечниковых косах в глубокой сбросной канаве Североонежского бокситового рудника; формации гидрофильной растительности в желобах двух небольших ручьев, текущих с территории Пуксоозерского целлюлозного комбината. В первом случае это небольшие по площади группировки (по 30—500 м^2), состоящие из рогоза широколистного, *Rorippa palustris* (L.) Bess. и хвощей, причем хвощ и рогоз доминируют, во втором — густые заросли (по 5—10 м дл. и по 2—2.5 м шир.) в русле ручьев с участием *Alopecurus aequalis, Lemna minor* и *Glyceria fluitans* (L.) R. Br. Такие специфичные по составу и густоте заросли на обследованной территории не обнаружены больше нигде.

Elodea canadensis

К известным в Архангельской обл. 15 точкам, где обнаружены местообитания *E. canadensis* (в пойме, на придолинной части и в притоках р. Сев. Двины) (Постовалова, 1966, 1969; Флора. . ., 1974; Потокина, 1985), следует добавить новые местонахождения, которые находятся в пределах очагов хозяйственного освоения на территории водосборного бассейна р. Сев. Двины (рис. 2).

Различные типы ассоциаций и характер зарослей водных растений с участием *E. canadensis* обусловлены спецификой биотопов; они существенно различаются в большом и глубоком оз. Обозере, руслах рек Емцы, Шелексы, Ваймуги и в их крупных притоках, пойменных озерах-старицах.

Оз. Обозеро — единственное из нескольких крупных по площади водного зеркала обследованных озер региона (рис. 2), где встречается *E. canadensis*. Оз. Обозеро — типичный для северо-западной части европейской России ледниково-тектонический водоем с узкой (максимальная шир. 0.8—1.5 км), удлиненной (около 7.0 км дл.) и глубокой (максимальная гл. более 15—20 м) озерной ванной, со слабо выраженной литоралью (ширина области с 0.1—1.8 м гл. не превышает 1.8—10 м вдоль периметра водоема, основная же часть акватории 6.5—25 м гл.), резким падением глубины у берега, мало прогреваемой водной толщей (в центральной части акватории максимальная температура воды не более 8.5—16.5 °С на глубинах 0.5—15 м) и сильным волнобоем, интенсивно переотлагающим грунты в литорали. Подобные озера относятся к олиготрофным экосистемам с дефицитом биогенов.

Распределение *E. canadensis* в оз. Обозере весьма специфично. Элодея обнаружена только в самой мелководной части акватории: она заселяет либо все дно, если глубина акватории не более 1.5—2.5 м (залив близ пос. им. генерала Полбина), либо только прибрежную зону (0.1—2.5 м гл.) в заливах с глубиной до 5.5 м (залив близ д. Малые Озерки). В мелководном заливе (0.5—0.6 км дл., 0.1—0.2 км шир.) близ пос. им. генерала Полбина, изолированном от основной акватории двумя косами, элодея вместе с доминирующими *Stratoites aloides, Scirpus lacustris* L., *Sagittaria natans* Pall. и менее обильными *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb., *Equisetum fluviatile* L., *Phragmites australis* (Cav.) Steud., *Carex atheroides* Spreng., *C. acuta* образует заросли, покрывающие все дно от уреза воды до зоны максимальных глубин. В более глубоком и открытом заливе близ д. Малые Озерки (1.2—1.3 км дл., 0.8—1.2 км шир.) элодея отмечена в прибрежье и заходит в центральную часть акватории, где нижняя граница ее распространения соответствует глубинам 2.5—2.8 м. *Elodea canadensis* входит в состав двух типов зарослей водных растений: 1) прибрежного комплекса с участием рдестов (*Potamogeton natans, P. perfoliatus* L., *P. praelongus* Wulf., *P. lucens* L., *P. pectinatus* L., *P. berchtoldii, P. gramineus* L.), *Polygonus amphybium* L., *Ranunculus lingua* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Scirpus lacustris, Utricularia vulgaris, Phragmites australis, Nuphar lutea* (где доминирует вместе с рдестами), *Ranunculus lingua, Comarum palustre*; ширина такого пояса водной растительности 5—40 м, глубина произрастания 0.1—1.8 м; донные отложения представлены песками с галькой и валунами с остатками разлагающихся водных растений и наносом детрита; 2) пояса гидрофитов (5—45 м шир., 1.6—2.8 м гл.) с доминированием крупных рдестов (*Potamogeton perfoliatus, P. lucens, P. praelongus, P. natans*), *Myriophyllum spicatum, Ceratophyllum demersum* L., *Nuphar lutea, Nymphaea candida* J. et C. Presl.; элодея также является одним из самых массовых видов среди придонных форм; подобные заросли распространены на песчано-глинистых с растительным наилком грунтах. Видимо, две основные причины вызывают здесь вспышку развития элодеи — наибольший по сравнению с остальной акваторией прогрев водной толщи (температура воды в период исследований от 15.3—16.2 до 21.5—23.6 °C) и повышенная трофность (как результат сноса с берегов биогенов: на берегах заливов озера идет активный выпас, находятся огороды, поселки и деревни, зоны рекреации, и в воду поступают минеральные и органические удобрения, хозяйственно-бытовые отходы, мусор и т. д.).

В прибрежных сообществах водных растений основной акватории оз. Обозера элодеи нет, хотя на расстоянии до 0.5—1.6 км от заливов автором обнаружены высохшие и выброшенные волнами на берег либо совсем занесенные песком и мелким гравием обрывки растений. Расселению *Elodea canadensis* за пределы заливов препятствуют специфические экологические условия оз. Обозера. Видимо, из-за невысокой прогреваемости водной толщи и дефицита биогенов теплолюбивая элодея канадская, в пределах основного ареала тяготеющая к биотопам с повышенной трофностью, не может освоить глубинную зону озера, а волнобой и переотложения грунтов приводят к гибели разносимых по литорали обрывков растений и препятствуют ее укоренению здесь.

E. canadensis поселяется в мелких реках и ручьях, впадающих в мелководные заливы оз. Обозера: вместе с *Sparganium minimum, S. erectum, S. simplex, Equisetum fluviatile, Nuphar lutea* она является доминантом и формирует куртины и лентовидные заросли на занесенных торфом, листовым опадом песчано-глинистых грунтах на глубинах до 2—3 м (менее обильны в таких группировках *Callitriche hermaphroditica, Hippuris vulgaris* L., *Nymphaea candida, Potamogeton perfoliatus* и др.).

Элодея канадская очень характерна для пойменных озер-стариц рек Емцы, Шелексы и Ваймуги, особенно слегка заболачиваемых, с мощным илисто-глинистым наилком. В старицах (от 10—15 до 500 м дл., от 5—10 до 400 м шир., 0.1—2.5 м гл.) она как один из доминантов формирует мощные разрастания с наиболее массовыми спутниками: *Sparganium minimum, S. erectum, Lemna trisulca* L., *Potamogeton alpinus, P. berchtoldii, P. pectinatus, Callitriche hermaphroditica, Myriophyllum spicatum, Chara fragilis*, водными мхами, покрывающими все дно либо до 75—85% его площади.

В руслах обследованных участков рек элодея встречается на всех глубинах. Из-за полугорного характера русел (обилия перекатов, доминирования каменистых, галечниковых с валунами, песчано-галечниковых грунтов, наличия быстрого течения и резкого падения уровня в течение безледного периода) элодея не образует обширных разрастаний. Здесь выявлены: 1) только куртины или единичные укоренившиеся растения, занимающие незначительные участки дна между камнями и галькой на обнаженных песчано-каменистых грунтах (в среднем на 100 м русел отмечено не более 3—15 таких куртин); 2) лентовидные прибрежные заросли (их размеры — не более 2—10 м дл., 0.5—1 м шир.) у самого берега в затишных местах на илисто-глинистых грунтах, *Elodea canadensis* выступает одним из доминантов вместе с *Sparganium erectum, S. simplex, S. minimum, Potamogeton gramineus, P. alpinus, P. compressus, Alisma plantago-aquatica* (в среднем на 1 км русел отмечено 1—15 участков таких зарослей).

Формирование настоящих зарослей *Elodea canadensis* начинается лишь на участках, где ранее шел лесосплав. Обилие потонувшей древесины на дне резко снижает скорость течения, создает дополнительные барьеры, задерживающие сносимые речным потоком мелкие частицы песка и глины, ил, растительный детрит, остатки отмерших растений: они скапливаются между стволами и нагромождениями потонувшей древесины и образуют обширные наносы (от 5 см до 1.8 м толщ.). Именно здесь элодея укореняется и формирует густые разрастания вместе с *Hippuris vulgaris, Potamogeton pectinatus, P. lucens, Sparganium erectum, S. simplex, Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries; наряду с ними элодея является доминантом. Массовое развитие *Elodea canadensis* наблюдается также ниже по течению, за пределами локальных очагов и обширных по площади зон освоения, в придолинной части и поймах рек: заросли с элодеей отмечены на удалении до 15—20 км от них (рис. 2).

Stratoites aloides, Hydrocharis morsus-ranae

На обследованной территории оба вида водных растений являются редкими. Это отражает в целом характер их распространения в северо-таежной подзоне Архангельской обл. Ранее в регионе было известно не более 10 местонахождений телореза алоэвидного и чуть больше 10 местонахождений водокраса обыкновенного (Пустовалова, 1969; Флора..., 1974; Потокина, 1985). Автором выявлены еще 3 новые точки, где обнаружены заросли *Stratoites aloides*:, в мелководном, сильно загрязненном и евтрофируемом заливе оз. Обозера близ пос. им. генерала Полбина (описание залива см. выше); в небольшом пойменном озере (около 0.35—0.4 км в диам., 0.8—3.5 м гл.) близ д. Самково в 0.2—0.25 км выше устья левого притока р. Кены; в оз. Малшозере (около 1.0—1.2 км в диам., 0.8—10.8 м гл.) между деревнями Кузьминка и Преснецовская (озеро имеет сток в р. Ундошу). В оз. Малшозере обнаружен также водокрас обыкновенный. Это его единственное новое местонахождение, выявленное в Плесецком р-не. Все три водоема с телорезом и водокрасом окружены участками ландшафтов с условно максимальной суммарной нагрузкой антропогенных факторов: вокруг них расположены зоны рекреации, населенные пункты, животноводческие фермы, пастбища, сенокосы; все водоемы интенсивно загрязняются стоками удобрений, навозом, хозяйственно-бытовыми водами и мусором.

В первых двух водоемах телорез алоэвидный — массовый вид, входящий в состав доминирующих форм, определяющих структуру зарослей, тогда как в оз. Малшозере он является второстепенным. Состав зарослей с участием *Stratoites aloides* в мелководном заливе оз. Обозера был рассмотрен выше при обсуждении материала о распространении *Typha latifolia.*

Вызывает интерес небольшое озеро у д. Самково близ устья левого притока р. Кены. В нем телорез формирует заросли с участием других доминирующих видов: *Ceratophyllum demersum, Lemna minor, L. trisulca, Potamogeton pectinatus, P. berchtoldii, Sparganium erectum, S. simplex*; подчиненное значение имеют харовые водоросли (*Chara fragilis, C. delicatula* Ag.), *Sagittaria natans, Sium latifolium, Oenanthe aquatica, Alisma plantago-aquatica, Nuphar lutea, Potamogeton gramineus, P. natans, Butomus umbellatus* L. и др. *Stratoites aloides* вместе с плавающими водными растениями, рдестами и роголистником образуют сплавинообразные разрастания, покрывающие примерно 85—90% поверхности акватории; характерна мозаика из локальных пятен, где доминантами выступают 2—4 наиболее массовых вида гидрофитов и среди них — телорез. Совершенно иные прибрежные заросли этих водных растений в глубоком оз. Малшозере, где *Stratoites aloides* и *Hydrocharis morsus-ranae* занимают глубины 0.4—2.3 м (пояс 5—40 м шир.). Телорез алоэвидный и водокрас обыкновенный обнаружены в нескольких разных по составу группировках с неодинаковым набором доминирующих форм: 1) в ассоциациях *Phragmites australis, Oenanthe aquatica, Equisetum fluviatile, Lemna trisulca*; 2) в ассоциациях *Scirpus lacustris, Lemna trisulca, L. minor, Equisetum fluviatile*; 3) в ассоциациях *Carex acuta, Naumburgia thyrsiflora, Potamogeton gramineus.* Эти группировки водных растений занимают до 95% литоральной зоны озера, поэтому *Stratoites aloides* и *Hydrocharis morsus-ranae* встречаются повсеместно в литорали, но везде в малом количестве.

Обсуждение результатов

Данные автора и литературные сведения (Пустовалова, 1966, 1969; Потокина, 1985; Вехов, 1990, 1991а—в) позволяют утверждать, что на севере таежной зоны европейской России наблюдается активное освоение территорий агрессивными формами водных сосудистых растений, среди которых *Typha latifolia, Elodea canadensis, Hydrocharis morsus-ranae, Stratoites aloides,* естественных и искусственных биотопов в зонах хозяйственной деятельности. Возможно, на большей части освоенной территории происходит только начальный этап внедрения *Elodea canadensis, Hydrocharis morsus-ranae* и *Stratoites aloides* во флору и сообщества гидро- и гидатофитов в бассейнах рек Онеги и Сев. Двины, поскольку в большинстве очагов хозяйственной деятельности еще не отмечены вытеснение характерных для региона гидрофитов и резкие изменения структуры сообществ, а ареалы некоторых из них ограничены только зонами освоения. Исключение составляет лишь самый крупный по площади очаг хозяйственного освоения (Архангельск и его окрестности в низовьях и дельте р. Сев. Двины с наибольшими суммарными нагрузками на ландшафты и водные экосистемы), где эти и другие вселенцы практически полностью вытеснили аборигенные виды водных растений (Вехов, 1990, 1991в, 1993).

Расселение гидатофитов (*Hydrocharis morsus-ranae, Stratoites aloides, Elodea canadensis*), видимо, идет по долинам крупных рек с меридионально ориентированными руслами, пересекающими значительную по широте лесную полосу (в данном случае рек Сев. Двины и Онеги); дальнейшее освоение региона, в частности водоразделов этих рек, идет по более мелким водотокам (притокам 1-го и 2-го порядков). Все новые местонахождения водных растений-вселенцев не выходят за пределы русел, пойм и прилегающих к ним участков первых надпойменных террас. Наиболее наглядно процесс расселения по водным системам на севере таежной зоны прослежен для *Elodea canadensis.* Время появления элодеи в пойме р. Сев. Двины — конец первой половины—начало второй половины XX в. (Постовалова, 1966). Сейчас она проникла на север таежной зоны по долине р. Сев. Двины и распространилась до устья (Флора. . ., 1974; Постовалова, 1966; Вехов, 1990, 1991б). На территории Онего-Двинского междуречья до сих пор выявлены ее единичные местонахождения; по мнению автора, здесь она распространяется по обширному бассейну р. Емцы с главными притоками (Ваймугой, Мехреньгой и др.): элодея уже заселила как р. Емцу, так и ее основные притоки; она достигла даже их истоков (оз. Обозеро — исток р. Ваймуги; верховья р. Емцы близ пос. Савинского и д. Шестово).

Возможно, дальнейшему расселению гидатофитов в не затронутые хозяйственной деятельностью водные экосистемы региона препятствуют своеобразные экологические барьеры, свойственные естественным водным экосистемам региона (относительно незначительный прогрев водной толщи, низкие значения рН из-за широкого распространения заболачивания, дефицит содержания биогенных веществ в водной толще и наличие олиготрофных грунтов) и во многом ограничивающие процесс заселения севера более требовательными к повышенным значениям рН и уровню трофности гидрофильными растениями с юга материковой суши. Пресс неблагоприятного для вселенцев воздействия этих специфических экологических условий региона «снимается» только в очагах осзоения, где в результате суммарного наложения самых разных антропогенных факторов происходит следующее: 1) образуются дополнительные экологические ниши, возникают новые местообитания (всевозможные углубления рельефа с водой), изменяются условия обитания гидрофитов в уже существующих естественных экосистемах и т. д., резко возрастает рН — до 6.7—7.2 и выше, идут активное обогащение биогенами первично олиготрофных водных толщ и формирование продуктивных донных отложений; 2) появляются новые пути широкого разноса семян и частей растений таких вселенцев на обширных территориях с увеличением километража наземных и расширением сети водных транспортных коммуникаций при масштабных перевозках сена, сырой травы и других грузов, миграциях скота, перемещении людей и т. д. Видимо, в результате одновременного сочетания этих факторов в пределах обширных по площади зон и отдельных очагов хозяйственной деятельности наблюдаются: 1) широкое распространение и заселение *Typha latifolia* биотопов вдоль транспортных магистралей вплоть до самых отдаленных и мало посещаемых участков территории; площади разрастаний в отдельных точках уже весьма значительны, и рогоз становится одним из ведущих видов; 2) вселение, закрепление в составе флоры и участие в формировании структурированных зарослей *Elodea canadensis* в реках с полугорным и даже горным характером, где экологические условия изменены в результате антропогенного воздействия; разрастания элодеи здесь во многом сходны с таковыми в более южных регионах Европы. Несколько менее выражены эти процессы у еще относительно редких в очагах освоения гидрофитов — *Stratoites aloides* и *Hydrocharis morsus-ranae.*

В биотопах с макрофитами-вселенцами лишь частично изменяется зональный облик группировок макрофитов и они еще сохраняют свою региональную структуру (доминирование по обилию ежеголовников, сусака зонтичного, рясок, урути, пузырчаток и других растений). Вероятно, это специфика начальных этапов изменений во флоре гидрофитов, обусловленная меньшими уровнем антропогенных нагрузок и продолжительностью их влияния в данной части таежной зоны. В будущем при возрастании антропогенных нагрузок здесь может сложиться ситуация, аналогичная наблюдавшейся в длительно существующем очаге хозяйственного освоения с намного бóльшими суммарными антропогенными нагрузками, где произошли коренные изменения в сообществах макрофитов: все 4 гидрофита заняли ведущее место, в результате чего резко изменились зональные черты сообществ водных растений (г. Архангельск и его окрестности) (Вехов, 1990, 1991в).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вехов Н. В. Экологический мониторинг экосистем низовьев Северной Двины по состоянию флоры высших гидро- и гидатофитов // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского севера. Тез. докл. Сыктывкар, 1990. С. 7.

Вехов Н. В. Гидро- и гидатофиты Воркутинского промышленного района (восток Большеземельской тундры): состав и динамика расселения в естественных биотопах // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 6. С. 60—67.

Вехов Н. В. Гидро- и гидатофиты искусственных водоемов урбанизированных ландшафтов Воркуты и ее окрестностей (восток Большеземельской тундры) // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 10. С. 67—72.

Вехов Н. В. Макрофиты (гидро- и гидатофиты) — индикаторы изменений экологической обстановки в крупных центрах урбанизации в таежной зоне (на примере г. Архангельска и его окрестностей) // Экологические проблемы и основные направления рационального природопользования, расширения воспроизведения природных ресурсов. Тез. докл. Науч.-практ. конф. Архангельск, 1991в. С. 168—169.

Вехов Н. В. Гидро- и гидатофиты освоенных пойменных ландшафтов окрестностей Архангельска // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 97—104.

Постовалова Г. Г. О нахождении *Elodea canadensis* Michx. в Архангельской области // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 3. С. 408—409.

Постовалова Г. Г. О распространении высших водных растений в пределах северо-востока европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1969. С. 84—119.

Потокина Е. К. О распространении некоторых видов высших водных растений на севере европейской части СССР // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Биология. 1985. Вып. 4. № 24. С. 90—103.

Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 1 / Под ред. А. И. Толмачева. Л., 1974. 274 с.

Институт охраны природы и заповедного дела
Знаменское—Садки

Получено 10 II 1993

SUMMARY

The distribution of plants, indicators of anthropogenic influence at the centres of economic activities in taiga zone is considered. They are: *Typha latifolia*, *Elodea canadensis*, *Stratoites aloides*, *Hydrocharis morsus-ranae*. These plants were studied within the area of Onega-Dvina watershed, Kena river basin and left bank of Onega river (Arkhangelsk region). *Typha latifolia* and *Elodea canadensis* actively invade natural and artificial biotopes in local centres of economic activities, their ranges being gradually extended. *Stratoites aloides* and *Hydrocharis morsus-ranae* are not so active species. The expansion of these water plants occurs due to their high dispersive potentialities and is caused by increasing eutrophication of the water under anthropogenic stress.

УДК 581.5 (517.3)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 5

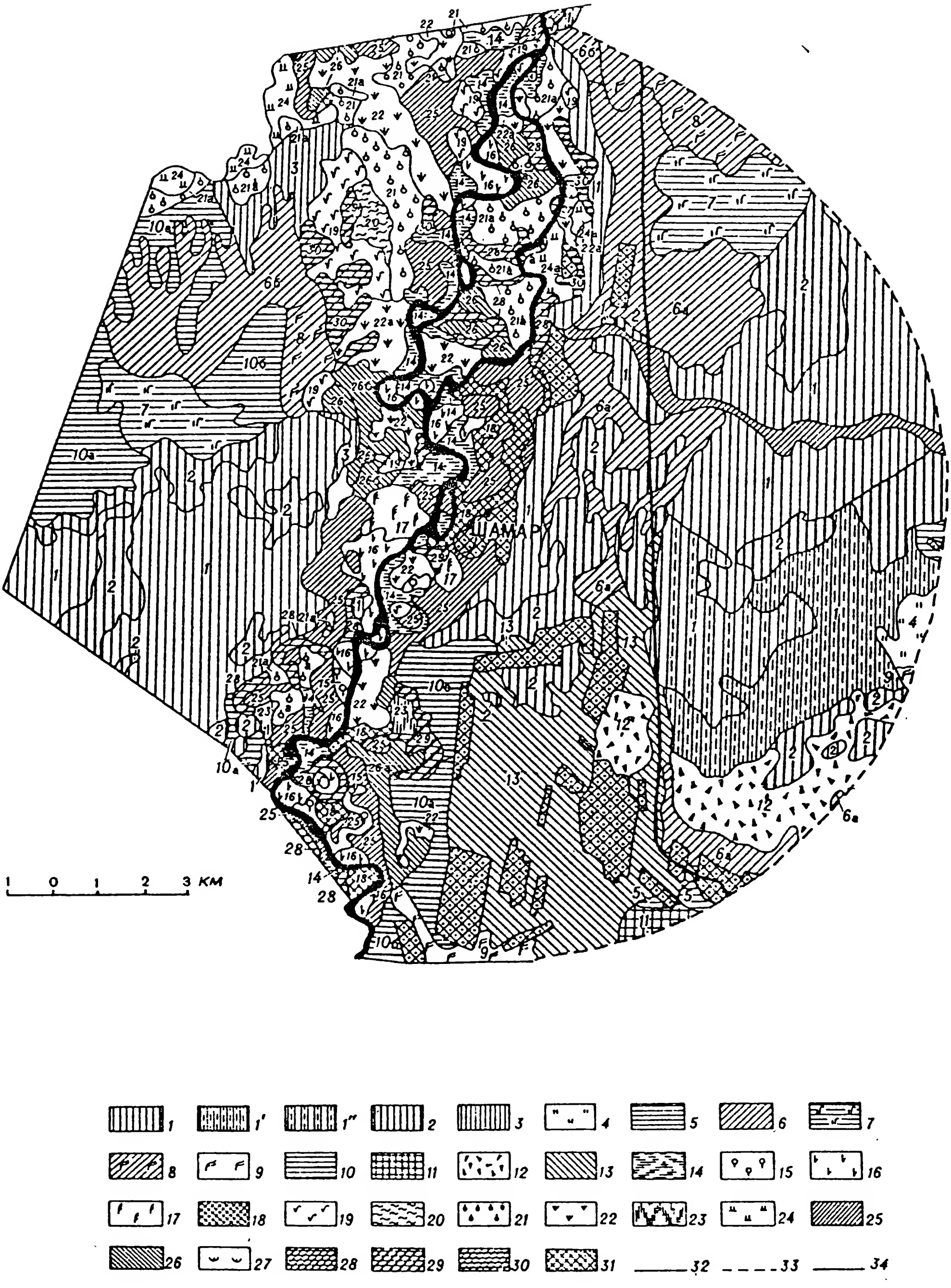
Н. М. Калибернова

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЛУГОВОГО СТАЦИОНАРА ШАМАР (МОНГОЛИЯ)

N. M. KALIBERNOVA. STRUCTURE AND DYNAMICS OF THE VEGETATION COVER OF THE SHAMAR MEADOW STATION (MONGOLIA)

На основе анализа карты растительности выявлены особенности структуры и динамики растительного покрова госхоза Шамар — базы лугового стационара Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Дана характеристика лесной, степной и луговой растительности наиболее крупных экотопов территории — пологоувалистых равнин, мелкосопочных ландшафтов, долины р. Орхон. Основное внимание уделено анализу луговой растительности. Луговые сообщества рассматриваются в рамках эколого-динамических рядов, что позволяет охватить весь спектр сукцессий, свойственных пойменным лугам. Выделено 9 типов рядов, которые при составлении карты были использованы в качестве основных картируемых единиц. Приведен фрагмент крупномасштабной карты растительности госхоза.

Госхоз Шамар был образован в 1968 г. в северо-западной части Хэнтэйского нагорья в пределах разнотравно-злаковых степей горно-лесной зоны. Его основное хозяйственное направление — заготовка сена для страхового фонда кормов. В 1976 г. на базе госхоза был размещен научный стационар Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции для многопрофильного изучения лугов и земель госхоза, и особенно поймы р. Орхон. Автором данной статьи в 1983 и 1985 гг. было проведено крупномасштабное картографирование


ШАМАР
1 0 1 2 3 КМ
1
1'
1''
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34

растительности поймы р. Орхон, необходимое для пространственной организации геоботанических данных, полученных советскими и монгольскими специалистами за время работы стационара, а также для отражения связей растительных сообществ с факторами среды.

Растительность территории стационара формируется в весьма сложных условиях среды (Юнатов, 1945; Миркин и др., 1980; Церендаш, 1980). Среднегодовые температуры составляют +1.2 °С и колеблются по годам незначительно. Среднегодовое количество осадков — 315 мм, из которых 60—80% приходится не на весну, когда начинается вегетация, а на июль—август, и выпадает в виде ливневых дождей. Этим определяется нетипичный паводковый режим р. Орхон. Весенних паводков не бывает из-за малоснежности зимы, дождевые же паводки наступают в июле и августе во время полного развития растительного покрова, когда их действие отрицательно сказывается на растительности. Кроме того, к неблагоприятным факторам среды следует отнести сезонную мерзлоту, особенно развитую по депрессиям в пойме р. Орхон. Наличие мерзлоты усугубляет сложность определения основных направлений сукцессионных смен в пойме.

На фрагменте карты растительности госхоза (см. рисунок) приведена та часть его территории, на которой проводились флористические работы. Сюда вошли леса и степи коренного берега[1] и пойма р. Орхон.[2]

Фрагмент карты растительности лугового стационара Шамар.

I. **Растительность пологоувалистых равнин.** *Леса* (на боровых песчаных и супесчаных почвах): *1* — сосновые леспедецевые (*Lespedeza dahurica*); *1'* — сосновые с *Betula platyphylla, Populus tremula* остепненные (производные); *1"* — осиновые (*Populus tremula*) с сосной остепненные (производные); *2* — сосновые парковые осоково-разнотравные и осоково-разнотравно-злаковые; *3* — вязовые (*Ulmus pumila*) остепненные (псаммофитные). ***Степи*** (на каштановых почвах разной мощности): *4* — осоково-разнотравные и осоково-разнотравно-злаковые; *5* — осоково-разнотравно-вострецовые; *6* — мелкодерновиннозлаковые: *а*) с *Artemisia frigida, Stipa krylovii, S. grandis*, *б*) с *Caragana pygmaea*; *7* — мелкодерновиннозлаково-житняковые; *8* — крупноковыльно-житняковые; *9* — житняково-ковыльные; *10* — сибирскоковыльные: *а*) со степным разнотравьем, *б*) с *Agropyron cristatum*, *в*) с мелкодерновинными злаками (псаммофитные); *11* — тонконогово-крупноковыльные.

II. **Растительность мелкосопочных ландшафтов** (на каштановых средне- и маломощных почвах): *12* — абрикосовые (*Armeniaca sibirica*) остепненные кустарниковые заросли (петрофитные); *13* — ковыльно-житняковые степи по склонам сопок в сочетании с карагановыми по вершинам и с равнинными участками (см. *5—11*).

III. **Растительность поймы.** ***Редколесья и кустарники.*** Избыточного увлажнеиия (на аллювиальных лугово-болотных слоистых почвах): *14* — ивовые (*Salix dasyclados, S. myabeana*) с *Padus asiatica, Betula platyphylla* осоково-влажноразнотравные и осоково-злаковые. Достаточного увлажнения (иа аллювиально-луговых слоистых почвах): *15* — ивовые (*Salix microstachya*) с *Malus baccata, Crataegus dahurica* мезофитноразнотравно-злаковые. Недостаточного увлажнения (на аллювиально-дерновых почвах): *16* — вязовые и ивовые разреженные твердоватоосочково-вострецовые; *17* — розово-яблоневые твердоватоосочково-вострецовые с мелкодерновинными злаками. ***Луга.*** Избыточного увлажнения (на аллювиальных лугово-болотных сезонномерзлотных почвах): *18* — вейниковые и полевицевые; *19* — осоково-влажноразнотравные (хвощевые). Достаточного увлажнения (на аллювиально-луговых темноцветных мощных почвах): *20* — ряд осоково-влажноразнотравных→богаторазнотравных→разнотравно-злаковых сообществ; *21* — ряд осоково-злаковых→злаковых→разнотравно-злаковых сообществ: *а*) с обилием ириса; *22* — ряд злаковых→разнотравно-злаковых (вострецовых)→вострецовых остепненных сообществ: *а*) в сочетании с твердоватоосочковыми и мелкодерновиннозлаково-ковыльными степями. Недостаточного увлажнения (на аллювиально-дерновых остепняющихся солонцевато-солончаковатых почвах): *23* — ряд вострецовых и ирисово-вострецовых→чиевых и ирисово-чиевых→твердоватоосочково-чиевых и твердоватоосочковых сообществ; *24* — ряд вострецово-чиевых→мелкодерновиннозлаково-чиевых→мелкодерновиннозлаково-ковыльных сообществ: *а*) полынно-чиевые луга. ***Пойменные степи*** (на аллювиально-дерновых остепняющихся солонцеватых и солончаковатых почвах и на песчано-галечных маломощных). Недостаточного увлажнения: *25* — ряд разнотравно-вострецовых→лапчатково-полынно-вострецовых→твердоватоосочкововострецовых с мелкодерновинными злаками сообществ; *26* — ряд вострецовых→твердоватоосочковых→мелкодерновинно-злаково-ковыльных сообществ: *а*) твердоватоосочково-вострецовые, часто вторичные, *б*) в сочетании с осоково-злаковыми старицами; *27* — мелкодерновиннозлаково-карагановые. ***Травяные болота*** (на торфянисто-глеевых и иловато-глеевых длительносезонномерзлотных почвах); *28* — осоково-злаковые, вейниковые и полевицевые; *29* — осоковые и хвощево-осоковые; *30* — гигрофитноразнотравно(пушицево)-осоковые, *а*) в сочетании с *28* и *29*.

Дополнительные обозначения: *31* — сельскохозяйственные земли и территории поселков; *32* — граница территории госхоза; *33* — граница закартированной территории; *34* — шоссейные дороги.

---

[1] Картографирование зональной растительности было проведено сотрудниками Института ботаники АН Монголии У. Бекетом (степи) и Г. Цедендажем (леса). Автор дополнил составленные ими выделы легенды некоторыми видами и перегруппировал их в соответствии с общей концепцией карты.

[2] Для картирования пойменной растительности использованы материалы Н. Манибазара (Институт ботаники АН Монголии) и собственные исследования автора.

Наиболее крупные подразделения легенды (растительность пологоувалистых равнин, мелкосопочных ландшафтов, поймы) соответствуют трем наиболее крупным экотопам территории. Внутри этих подразделений номера легенды сгруппированы по типологическому принципу (леса, степи и т. д.).

I. Растительность пологоувалистых равнин

В ботанико-географическом отношении территория госхоза находится в пределах равнинно-низкогорных разнотравно-дерновиннозлаковых степей с участками низкогорных лесов. Ее особенностью является сильная опесчаненность почв. Здесь наряду со степями распространены нетребовательные к плодородию почв сосновые леса из *Pinus sylvestris,* [3] образовавшиеся в результате вырубок и пожаров на месте сосняков производные леса с березой и осиной, а также вязовые леса из *Ulmus pumila.* Леса приурочены к нижним частям горных склонов по правобережью р. Орхон, к песчаным дюнам в междуречье Орхона и Селенги, к долинам между увалами и бортами речной долины на перегибе коренного берега. Травяной покров лесов, находящихся в контакте со степными территориями, включает в себя значительное число степных видов. Подлесок развит очень слабо и обычно представлен единичными экземплярами *Cotoneaster melanocarpa, Ribes diacantha, Spiraea media.* Наиболее распространены леспедециевые и леспедециево-вейниковые сосняки (*1*), [4] характеризующиеся наибольшей среди сосняков сомкнутостью древесного яруса и участием в травяном покрове наряду со степными лесных видов, таких как *Pyrola chlorantha, Pulsatilla patens, Polygonatum officinale.* Наиболее обильны *Lespedeza dahurica, Scabiosa comosa,* почти всегда присутствуют *Lathyrus humilis, Astragalus mongolicus, Rumex acetosella, Calamagrostis epigeios, Artemisia gmelinii, Carex korshinskyi, Polygonum odoratum.* По верхушкам грив часто можно встретить мертвопокровные сосняки с единичными экземплярами названных выше видов.

В результате вырубок и пожаров в составе сосновых лесов появляется значительная примесь *Betula platyphylla* и *Populus tremula* (*1'*), а при особо сильных нарушениях сосняки замещаются производными осиновыми лесами с остепненным травяным покровом (*1''*).

По вершинам и сухим склонам песчаных дюн располагаются разреженные (парковые) сосняки (*2*), чаще всего осоково-разнотравные (*Lespedeza hedysaroides, Rumex acetosella, Pulsatilla turczaninovii, Scorzonera radiata, Carex pediformis, C. korshinskyi*) и осоково-разнотравно-злаковые (*Bromopsis inermis, Koeleria macrantha, Helictotrichon schellianum, Agropyron cristatum, Poa botryoides*). Здесь в подлеске можно встретить *Ulmus pumila, Hedysarum fruticosum, Ribes diacantha.* В связи с разреженностью древостоя в травяном покрове начинают преобладать лугово-степные и степные виды: *Thalictrum squarrosum, Chamaerhodes erecta, Pulsatilla turczaninovii* (реже — *P. ambigua,* на более сухих местах — *P. bungeana*), *Lespedeza hedysaroides,* реже — *L. dahurica.* Довольно значительную роль играют ксерофитные осоки *Carex pediformis* и *C. korshinskyi.* В разнотравно-злаковых сообществах при том же наборе видов разнотравья доминируют *Bromopsis inermis, Agropyron cristatum,* а также мелкодерновинные ксерофиты *Koeleria macrantha, Poa botryoides, P. attenuata.*

Вязовые леса, а чаще редколесья (*3*) занимают подножия холмов и склоны песчаных дюн, в первом случае соседствуя со степями, а во втором — примыкая к сосновым лесам на дюнах. Травяной покров указывает на еще большее увеличение сухости. Здесь обычны *Oxytropis lanata, Thymus baicalensis, Vicia tsudenii, Serratula centauroides, Potentilla acaulis, Orostachys malacocarpa, Allium leucocephalum, Linum sibiricum,* а также *Festuca dahurica, Stipa sibirica* и иногда *S. krylovii.* Последнее не удивительно, так как очень часто вязовники встречаются в сочетании с караганово-ковыльными степями.

---

[3] Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

[4] Здесь и далее в скобках указаны номера легенды к карте (см. рисунок).

Степная растительность характеризуется преобладанием мелкодерновинно-злаковых, ковыльных и житняковых сообществ на темно-каштановых почвах и слабо дифференцирована по элементам рельефа в связи с малыми относительными превышениями увалов. На вершинах и склонах наиболее крупных холмов в составе травянистых сообществ появляются карагана (на песках чаще встречается *Caragana microphylla,* на щебнистых субстратах — *C. pygmaea), Spiraea aquilegifolia,* увеличивается обилие степных петрофитов (*Thymus gobicus, Eremogone capillaris, Stellaria dichotoma, Artemisia frigida*).

Доминантами мелкодерновиннозлаковых степей (*6*) являются *Koeleria macrantha, Cleistogenes squarrosa, Poa attenuata* и *P. botryoides.* Обычно здесь присутствуют ковыли. По правобережью р. Орхон значительную роль в сложении сообществ играют *Artemisia frigida, Stipa krylovii, S. grandis, Lespedeza hedysaroides, Kochia prostrata, Agropyron cristatum* (*6а*). В междуречье Орхона и Селенги чаще встречаются мелкодерновиннозлаковые сообщества с участием *Caragana pygmaea,* обычно в сочетании с ковыльно-вострецовыми (*Leymus chinensis, L. secalinus, Stipa sibirica*) по плоским увалам (*6б*). Также широко распространены холоднополынно-мелкодерновиннозлаково-житняковые (*Agropyron cristatum, Koeleria macrantha, Poa attenuata, P. botryoides, Artemisia frigida*) степи с обилием *Astragalus melilotoides* (*7*) и крупноковыльно-житняковые (*Stipa grandis,* местами *S. krylovii, Agropyron cristatum*) с *Artemisia frigida, Veronica incana,* а также с *Caragana microphylla* по плоским песчаным увалам (*8*). Ближе к предгорьям можно встретить житняково-ковыльные с преобладанием *Stipa krylovii* и участием *Veronica incana, Potentilla bifurca, Carex pediformis, C. duriuscula* (*9*) и тонконогово-крупноковыльные со *Stipa grandis, Koeleria macrantha, Carex pediformis* сообщества (*11*) в сочетании с разнотравными (*Artemisia commutata, Filifolium sibiricum,* виды *Astragalus*) по депрессиям. Наибольшие площади занимают сибирскоковыльные степи (*10*): со степным разнотравьем (*Polygonum divaricatum, Thalictrum squarrosum, Carex pediformis, Saposhnicovia divaricata*) (*10а*), с содоминированием житняка (*10б*), с участием мелкодерновинных злаков и видов-псаммофитов (*Vicia tsudenii, Oxytropis lanata*) на наиболее опесчаненных участках (*10в*). В понижениях рельефа, в долинах между холмами, в местах с лучшим водоснабжением растений развиваются наиболее мезофильные типы степных сообществ, которые можно отнести к лугово-степным: осоково-разнотравные с *Galium verum, Filifolium sibiricum, Astragalus melilotoides, Carex pediformis,* иногда с обилием и даже доминированием *Bromopsis inermis, Elytrigia repens, Phleum phleoides* (*4*), осоково-разнотравно-вострецовые (*Leymus chinensis*) с участием *Koeleria macrantha* (*5*). Площади, занимаемые этими степями, невелики.

II. Растительность мелкосопочных ландшафтов

Такие ландшафты тяготеют к предгорьям с абсолютными высотами до 800 м над ур. м. Здесь наблюдается четкая дифференциация растительности на межсопочных пространствах, склонах и вершинах. Южные и юго-восточные щебнисто-каменистые склоны наиболее высоких сопок заняты зарослями абрикоса *Armeniaca sibirica* (*12*). Обычно можно встретить *Spiraea aquilegifolia, Pentaphylloides fruticosa, Cotoneaster melanocarpa.* Травяной покров остепнен и состоит из *Festuca dahurica, Artemisia frigida, A. gmelinii, Bupleurum* *scorzonerifolium, Saussurea salicifolia, Carex pediformis, Lespedeza hedisaroides, Dianthus versicolor* и др. Открытые щебнистые плоские вершины заняты разреженными группировками *Orostachys spinosa, Arctogeron gramineum, Sedum aizoon, Saxifraga spinulosa, Selaginella sanguinolepta.* Здесь могут встречаться и змеевковые (*Cleistogenes squarrosa*) сообщества с *Carex spaniecarpa, Caragana pygmaea.* Однако основные площади мелкосопочника заняты ковыльно-житняковыми степями по подножиям и нижним частям склонов (*Agropyron cristatum, Stipa krylovii, S. grandis, S. sibirica*) с *Erysimum flavum, Dontostemon micranthus, Convolvulus ammanii, Artemisia frigida, Cymbaria dahurica* в сочетании с карагановыми (*Caragana pygmaea, C. microphylla, Amblynotus rupestris, Stellaria dichotoma, Adenophora stenanthina,* виды *Allium*) сообществами и с участками равнинных степей между сопками (*13*).

III. Растительность поймы р. Орхон

Основные массивы пойменных лесов и кустарников, так называемая урёма, в долине р. Орхон занимают прирусловые валы разного возраста — от самых молодых с примитивными слоистыми почвами до старых, вышедших из-под влияния паводков (заливаемых лишь в годы наивысшего подъема воды), с уже сформированными аллювиально-дерновыми почвами. На низких уровнях с избыточным увлажнением распространены ивовые заросли, обычно все лето заболоченные (*14*). Для таких зарослей характерно большое число видов ивы, из которых наиболее часто встречаются *Salix dasyclados, S. miabeana, S. schwerinii, S. triandra.* В ивняках могут обитать (иногда в большом обилии) другие кустарники, выдерживающие длительное затопление: *Padus asiatica, Spiraea salicifolia,* а иногда и береза (*Betula platyphylla*). В травяном покрове преобладают влаголюбивые и болотные виды разнотравья и злаков, а также осоки. Среди разнотравья в качестве доминантов выступают *Anemone dichotoma, Vicia geminiflora, Geranium vlassovianum, Pedicularis resupinatus,* а также хвощи *Eguisetum fluviatile* и *E. arvense* (последний часто образует почти чистые ценозы). Менее обильны, но очень характерны *Stellaria palustris, Myosotis caespitosa* (на менее увлажненных местах — *M. suaveolens*), однолетники *Polygonum hydropiper* и *P. lapathifolium*, в отдельных местах — *Ranunculus chinensis.* В разнотравных сообществах обычно содержится некоторое количество злаков, таких как *Festuca extremorientalis, Elymus confusus,* находящих здесь оптимальные условия, реже — *Melica virgata.* Злаковые сообщества образуются другими видами, в основном *Calamagrostis purpurea, Agrostis gigantea,* изредка — *Phragmites australis, Alopecurus arundinaceus, Poa subfastigiata.* Осоки входят в состав практически любого сообщества. Можно отметить *Carex atherodes* и *C. appendiculata,* вместе с которыми в качестве примеси обычно встречается *C. vesicata.*

На более высоких уровнях прирусловых валов также распространены ивовые и кустарниково-ивовые сообщества (*15*), но совсем другого видового состава. Здесь остаются более сухолюбивая ива *Salix microstachya,* а также *S. myabeana,* имеющая широкую экологическую амплитуду и распространенная повсеместно. Однако на аллювиально-луговых почвах еще можно встретить ивы более влажных местообитаний, а также изредка — *Betula platyphylla* и *Populus suaveolens.* На дерновых песчано-галечных хорошо дренированных почвах значительную роль начинают играть *Malus baccata, Crataegus dahurica, Rosa davurica, Hippophaë rhamnoides.* Изредка к ним добавляются *Cotoneaster malanocarpus* и *Ribes diacantha.* В травяном покрове преобладают мезофитные виды бобовых (*Vicia cracca, V. amoena, Lathyrus pratensis*), лапчаток (*Potentilla anserina, P. supina, P. tegremina*), *Thalictrum simplex, Pedicularis resupinatus,* *Aster tataricus, Stellaria graminea,* из злаков — *Bromopsis inermis, Poa pratensis, Elymus sibiricus.*

На прирусловых валах, вышедших из сферы заливания, на аллювиально-дерновых почвах располагаются наиболее ксерофитизированные типы древесных и кустарниковых сообществ. На легких супесчаных разностях это вязовые и ивовые (*Ulmus pumila, Salix microstachya*) разреженные, иногда с *Pinus sylvestris* (*16*). Из кустарников широко распространены *Rosa davurica, Malus baccata, Crataegus sanguinea.* На суглинистых почвах кустарники выходят на первый план, образуя розово-яблоневые твердоватоосочково-вострецовые ценозы (*17*). Травяной покров и в вязовниках, и в кустарниках остепненный, представленный разными вариантами лапчатково-твердоватоосочково-вострецовых (*Leymus chinensis, Carex duriuscula, Potentilla bifurca*) сообществ. В состав наиболее остепненных вариантов входят мелкодерновинные злаки, чаще всего *Poa attenuata* и *Koeleria macrantha.*

Луга в пойме р. Орхон занимают наибольшие площади и приурочены к центральной и притеррасной частям поймы. Самые низкие позиции — плоские депрессии, днища старых русел — занимают вейниковые и полевицевые (*18*), а также осоково-злаково-влажноразнотравные (*19*) луга на лугово-болотных почвах, бóльшую часть лета переувлажненных. Из вейников повсеместно доминирует *Calamagrostis purpurea,* иногда — *C. pseudophragmites*, в полевицевых сообществах — *Agrostis mongolica.* В состав таких сообществ обычно входят другие луговые злаки: *Hordeum brevisubulatum, Alopecurus arundinaceus, Beckmannia syzigahne, Phalaroides arundinacea, Agrostis gigantea, Poa subfastigiata* и др. Среди травянистых видов большую роль играет группа бобовых (*Vicia geminiflora, V. cracca, Lathyrus palustris, L. pratensis*), хвощи, постоянно присутствуют *Epilobium palustris, Senecio sukatschevii, Sium suave.* Довольно большие площади занимают осоково-вейниковые и осоково-полевицевые сообщества с *Carex atherodes* и *C. appendiculata.*

Осоково-злаково-влажноразнотравные луга (*19*) по видовому составу богаче. Здесь можно встретить все влаголюбивые злаки, упомянутые ранее, но ведущая роль переходит к разнотравью (*Anemone dichotoma, Geranium vlassovianum, Potentilla anserina, Ranunculus japonicus*, болотные виды — *Lysimachia dahurica, Sium suave, Senecio sukatschevii*) с обязательным присутствием осок, чаще — *Carex lithophila,* реже — дернистых. Очень часто в качестве доминанта выступает *Equisetum arvense.*

Там, где процесс болотного почвообразования дошел до стадии перегнойно-глеевых длительносезонномерзлотных почв, развиваются травяные болота. Сначала это осоково-злаковые, вейниковые и полевицевые на иловатых почвах (*28*), по составу доминантов сходные с переувлажненными злаковыми лугами (*18*), однако более сложные, имеющие в своем составе, кроме злаков, *Scirpus orientalis, S. hippolitii, Rumex protractus, R. sibiricus, Galium rutcicatum, G. belophyllum, Alopecurus aequalis* и т. п. По мере развития процессов оглеения злаковые болота заменяются осоковыми и хвощево-осоковыми (*29*) с *Carex atherodes, C. vesicata, C. appendiculata, C. rhynchophysa, Equisetum palustre, E. fluviatile.* На торфянистых почвах, приуроченных к понижениям притеррасья, мы находим уже вполне развитые пушицево-осоковые и гигрофитноразнотравно-осоковые болота (*30*). Среди осок появляются *Carex delicata, C. enervis, C. coriophora, C. tomentosa.* Большую роль играют пушица *Eriophorum polystachyon*, обычно содоминирующая с осоками, а также *Eleocharis palustris, Triglochin palustre, T. maritimus, Parnassia palustris, Poa subfastigiata* и хвощи.

Средние уровни центральной поймы с оптимальными условиями водоснабжения заняты мезофильными лугами на аллювиально-луговых темноцветных мощных почвах. Здесь представлен целый ряд мелкоконтурных, чрезвычайно изменчивых сообществ, которые относятся к категории серийных. Поэтому при их ординации целесообразно рассматривать не отдельные фитоценозы, а экологические и эколого-динамические ряды сообществ. При этом одной единицей — рядом — охватывается весь спектр сукцессий, свойственных рассматриваемому участку. В данном случае использован обобщенный эколого-динамический ряд сообществ (Ильина, 1968; Липатова, 1980). Это фитоценохора, состоящая из нескольких звеньев, представляющих собой наиболее устойчивые и типичные стадии сукцессионных смен растительности данного выдела — от самых влагообеспеченных до наименее влагообеспеченных сообществ (Калибернова, 1986; Kalibernova, 1992). Стрелки, соединяющие названия звеньев, показывают их генетическую связь. Таким образом, мы получаем представление о том, как растительность данного контура может трансформироваться при изменении условий водообеспеченности. Это важно, так как в пойме р. Орхон в годы с оводненностью, большей или меньшей средней многолетней, могут широко распространяться сообщества какого-либо одного из звеньев ряда, другие же звенья могут быть представлены очень слабо или совсем не выражены. Особенно это заметно в рядах с участием остепняющихся сообществ. Во влажный год здесь можно встретить влажноразнотравные луга, в сухой — вострецовые степи. Всего на пойменных территориях стационара выделено 9 типов рядов луговых сообществ, которые были использованы при картографировании растительности в качестве основных картируемых единиц.

Под № *20* объединены контуры, характеризующиеся следующим спектром сообществ: осоково-влажноразнотравные→богаторазнотравные→разнотравно-злаковые. Осоково-влажноразнотравные луга этого ряда по видовому составу мало отличаются от описанных под № *19*, однако среди осок наибольшее распространение получают *Carex enervis* и *C. delicata.* Богаторазнотравные сообщества, как следует из их названия, включают в себя наибольшее количество видов и отличаются полидоминантностью; можно привести лишь некоторые из доминантов и наиболее обильных видов: *Geranium vlassovianum, G. sibiricum, Geum allepicum, Allium schoenoprasum, Sanguisorba officinalis, Thalictrum simplex, Valeriana officinalis, Hemerocallis minor,* виды рода *Vicia, Galium verum* и *G. boreale,* на отдельных участках — *Iris sibirica* и др. Как видно из этого списка, здесь соседствуют настоящие луговые мезофиты и мезоксерофиты разнотравных степей. Злаковые сообщества заключительного звена состоят из *Poa pratensis, Bromopsis inermis, Elytrigia repens, Elymus dahuricus.*

Ряд злаковых сообществ (*21*) характерен для несколько более высоких либо лучше дренированных местоположений, где смены идут от вейниковых, полевицевых (*Agrostis mongolica, A. gigantea*), лисохвостовых (*Alopecurus brachystachyus*), мятликовых (*Poa pratensis*) фитоценозов с большой долей осок (*Carex lithophila, C. enervis, C. delicata*) к пырейным и костровым с участием степного разнотравья (*Galium verum, Rhynanthus songoricus, Thalictrum simplex, Silene repens, Medicago falcata*). Часто в сообществах этого ряда появляется значительное количество ириса *Iris sibirica,* в нарушенных травостоях — *I. lactea* (*21a*).

Самые сухие местообитания центральной поймы занимает ряд злаковых → → разнотравно-злаковых (вострецовых)→вострецовых сообществ (*22*). В злаковниках начального звена фигурируют *Poa pratensis* и *Bromopsis inermis,* реже — *Hordeum brevisubulatum,* в центральном звене — *Leymus chinensis, Elytrigia repens, Poa angustifolia, Elymus dahuricus* с участием *Galium verum, Artemisia laciniata, Vicia cracca.* В вострецовых заключительных сообществах в составе разнотравья (*Artemisia mongolica, A. commutata, Silene repens, Astragalus adsurgens, Potentilla bifurca*) уже явно выражено остепнение.

Среди луговой растительности достаточно часто встречаются галофитные сообщества, как правило, антропогенного происхождения, приуроченные к местам стоянок скота и его интенсивного выпаса. Чаще всего это синузии, реже — сообщества *Puccinellia tenuiflora* с большим количеством маревых (виды *Atriplex, Chenopodium, Suaeda corniculata*), с *Hallerpestes salsuginosa, Parnassia* *palustris, Juncus compressus, J. salsuginosus, Artemisia annethifolia, A. adamsii.* Ту или иную степень засоления можно выявить по наличию в сообществах, кроме перечисленных выше видов, *Iris lactea, Peucedanum salinum, Oxytropis salina, Limonium flexuosum, Cirsium esculenthum,* в сырых местах — видов *Juncus, Glaux maritima, Spiranthus amoena.*

На высоких уровнях притеррасной поймы на стыке угасающих процессов поемности и усиливающегося влияния зональных факторов среды начинаются процессы повсеместного засоления почв, развиваются аллювиально-дерновые остепняющиеся солонцевато-солончаковые почвы. Соответственно в растительном покрове широко распространены сообщества таких галофильно-луговых видов, как чий и ирис (*Lasiagrostis splendens* и *Iris lactea*). Можно выделить два ряда смен растительности. Первый ряд — от вострецовых сообществ к чиевым и твердоватоосочковым (*Carex duriuscula*) с участием во всех звеньях *Iris lactea* (*23*) — типичен для территорий, изредка заливаемых паводками, с относительно близким залеганием грунтовых вод. Второй ряд — от вострецово-чиевых сообществ к мелкодерновиннозлаково-ковыльным со *Stipa baicalensis, Koeleria macrantha, Poa attenuata, Cleistogenes squarrosa* (*24*) сообществам — выходит на незаливаемые уровни с полным отрывом заключительного звена от грунтовых вод и представляет собой переход к зональным типам растительности.

Пойменные степи сосредоточены на наиболее повышенных уровнях центральной поймы на аллювиально-дерновых остепняющихся почвах либо связаны с песчано-галечными почвами, плохо удерживающими влагу. Начальным звеном вострецового ряда (*25*) являются разнотравно-вострецовые сообщества с участием *Elytrigia repens,* с лугово-степными видами *Thalictrum minus, T. foetidum, Polygonum divaricatum*, видами *Potentilla, Artemisia laciniata, Galium verum.* Они сменяются лапчатково-полынно-вострецовыми (*Potentilla bifurca, Artemisia laciniata, A. commutata, A. mongolica, A. scoparia*) и затем твердоватоосочково(*Carex duriuscula*)-вострецовыми с *Poa attenuata.*

Менее распространен ряд от вострецовых (*Leymus chinensis, L. secalinus, Elytrigia repens, Artemisia laciniata*) до мелкодерновиннозлаково-ковыльных (*Stipa krylovii, S. sibirica, Cleistogenes squarrosa, Koeleria macrantha, Poa attenuata*, виды *Allium, Artemisia frigida*) сообществ (*26*).

Вблизи подъема на коренной берег имеется два участка мелкодерновиннозлаково-карагановых степей с *Caragana microphylla* (*27*), когда-то отчленившихся от коренного берега и отделенных от него притеррасными болотами.

Выводы

1. Леса распространены по всей территории госхоза и представлены сосняками и вязовниками, а также производными лесами с березой и осиной. Массивы пойменных лесов занимают прирусловые валы разного возраста и образуют ряд от ивняков с березой на избыточном увлажнении до розово-яблоневых и вязовых остепненных.

Степи встречаются как большими массивами, так и отдельными пятнами среди сосняков и вязников, а также на незаливаемых участках долины р. Орхон. Наибольшие площади занимают сибирскоковыльные и мелкодерновиннозлаковые сообщества.

2. Луговая растительность сосредоточена в основном в пойме р. Орхон. Главными факторами, определяющими развитие того или иного типа сообществ, являются их положение в определенной эколого-генетической зоне поймы (прирусловой, центральной, притеррасной) и в ее пределах приуроченность к определенному типу местообитания и высотному уровню. Однако в некоторых случаях происходит смещение растительных сообществ на не свойственные

им высотные уровни. Одна из причин — наличие линз сезонной мерзлоты, которые при оттаивании в летний период создают дополнительную подпитку и дают возможность мезофильным (или гигрофильным) видам занимать достаточно высокие позиции. Другая причина — подстилание почвенных разностей на некоторых участках песчано-галечным аллювием, который создает сильный дренаж и не дает удерживаться в почве достаточному количеству влаги. На таких участках при благоприятных в целом условиях появляются остепняющиеся сообщества. Таким образом, в одном и том же типе местообитания могут развиваться сообщества разной экологии, что сильно затрудняет выявление основных сукцессионных смен в растительном покрове.

В пойме р. Орхон широко распространены мезофитные луга, приуроченные в основном к разным уровням центральной поймы. Эти луга характеризуются разнообразием сообществ — от влажноразнотравных до вострецовых (мезофитных). Значительные площади занимают вострецово-чиевые и твердоватоосочковые луга высокого притеррасья и высоких уровней центральной поймы.

3. При анализе луговой растительности автором рассматривались не отдельные фитоценозы, а экологические и эколого-динамические ряды сообществ, которые были использованы и как картографируемые единицы.

4. Помещенный в статье фрагмент карты растительности территории стационара наглядно показывает структуру и динамику формирующегося здесь растительного покрова и в то же время отражает связь растительности с целым комплексом экологических факторов среды благодаря включению в легенду к карте сведений о рельефе, почвах, влагообеспеченности и др., а также применению для целей картирования сложной фитоценохоры — обобщенного эколого-динамического ряда сообществ.

Автор приносит благодарность за предоставленные картографические материалы монгольским геоботаникам У. Бекету, [5] Г. Цедендажу и Н. Манибазару, за флористические консультации — Т. М. Заславской (БИН РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильина И. С. Картографирование растительности поймы р. Оби на отрезке Ханты-Мансийск—Нижневартовск // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1968. Вып. 17. С. 12—19.

Калибернова Н. М. Опыт крупномасштабного картографирования пойменной растительности р. Орхон // Природные условия и биологические ресурсы МНР. Тез. докл. Междунар. конф. М., 1986. С. 84—85.

Липатова В. В. Растительность пойм // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 346—372.

Миркин Б. М., Манибазар М., Гареева Л. М. и др. Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики. Л., 1980. 284 с.

Церендаш С. Динамика урожайности луговых и степных сообществ в низовьях бассейна р. Селенги (в пределах МНР): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Батор, 1980. 17 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Юнатов А. А. Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. М.—Л., 1954. 351 с.

Kalibernova N. Die Vegetationskarte den Auenebebe des Flusses Orchon (Schamar, Mongolian) // Thesen 2. Int. Symp. «Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolien». Halle—Wittenberg, 1992. S. 65.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 VIII 1993

---

[5] В настоящее время У. Бекет — сотрудник Института ботаники АН Казахстана (г. Алматы).

SUMMARY

The peculiarities of vegetation structure and dynamics at the Shamar meadow station (Mongolia) were revealed based on the analysis of vegetation map. Forest, steppe and meadow vegetation distributed in the plains, hills and valley of Orkhon river is characterised. The main attention was given to the analysis of meadow vegetation. Flood-plain meadow phytocoenoses are considered as succesive stages of eco-dynamical series. Nine types of such series are distinguished and used as mapped units. A fragment of large-scale vegetation map is presented.

УДК 581.112 (517.3)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 5

Н. И. Бобровская

О РАЗЛИЧИЯХ В ПРИСПОСОБЛЕНИИ К ЗАСУХЕ У ДОМИНАНТОВ СТЕПНЫХ И ПУСТЫННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ МОНГОЛИИ

N. I. BOBROVSKAYA. ON THE DIFFERENCES IN DROUGHT ADAPTATION OF THE DOMINANTS OF STEPPE AND DESERT PHYTOCOENOSES OF MONGOLIA

Проведены многолетние исследования водного режима растений, слагающих наиболее типичные растительные сообщества в различных подзональных вариантах степей и пустынь МНР. Приводятся данные о принципиальных различиях в характере водообмена у доминантов степных и пустынных сообществ центральноазиатских степей и пустынь.

В условиях аридного климата преимущественное распространение на плакорах получили два типа растительности — степной и пустынный. Оба они широко представлены на территории Монголии, что и позволило провести сравнительную оценку приспособительных свойств степных и пустынных растений. Исследования проводились в рамках работ Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции.

Отличительная черта климата Монголии — его ярко выраженная континентальность. И степные, и пустынные виды произрастают в условиях дефицита атмосферной и почвенной влаги. В северных и центральных районах страны выпадает 300—350, а в крайнеаридных пустынях — в среднем 46 мм осадков (Береснева, 1984; Гунин, 1986). Осадки здесь выпадают преимущественно летом, снежный покров развит слабо. Монгольские растения для выживания вынуждены приспосабливаться к условиям не только дефицита влаги и высоких летних температур, но и низких зимних температур. Из-за специфики географического положения страны у монгольских растений период вегетации оказался короче, чем, например, у растений причерноморско-казахстанских степей (Борисова и др., 1987).

Определению специфики водного режима растений аридных областей издавна придается особое значение. На основании изучения различных параметров водного режима необходимо было определить наиболее типичные черты водообмена у растений, составляющих основу степных и пустынных сообществ, выявить сходство и различия между ними. Представлялось также важным дополнить имеющиеся данные об интенсивности процессов жизнедеятельности растений этих двух природных зон северного умеренного пояса Палеарктики.

Работая на территории Монголии, мы получили уникальную возможность с помощью одних и тех же методов оценить характер водообмена у доминантов сухих и пустынных степей, а также остепненных, настоящих и крайнеаридных пустынь. Речь идет о видах, составляющих основу климаксовых и субклимаксовых сообществ, имеющих наиболее рациональный для конкретных экологических условий характер функционирования.

Материал и методика

Исследования водного режима растений сухих степей проводились в пределах Средней Халхи в холоднополынно-житняково-змеевковом с караганами сообществе (сомон Унджул, Центральный аймак). При продвижении на юг сухие степи сменяются опустыненными, которые в свою очередь переходят в уникальные пустынные степи, расположенные широкой полосой вдоль северных окраин центральноазиатских пустынь. Для пустынных степей характерна наиболее глубокая степень ксерофитизации степных группировок (Карамышева и др., 1987). Объектами наблюдений здесь служили доминанты холоднополынно-змеевково-ковылькового с караганами сообщества (сомон Булган, Южно-Гобийский аймак).

Пустынями в Монголии занято более 30% территории. В остепненных пустынях исследования проводились в Северной Гоби (сомон Булган, брахантемово-реомюриевое с кустарниками сообщество) и в Заалтайской Гоби (сомон Шинэ-Джинст, Баян-Хонгорский аймак, ковыльково-баглуровое сообщество). Изучение водообмена у растений настоящих пустынь (Заалтайская Гоби) проводилось в трех сообществах — черносаксауловом, реомюриево-нитрариевом и реомюриево-симпегмовом. На юге страны, преимущественно в Заалтайской Гоби, господствуют крайнеаридные пустыни. Их водораздельные пространства практически лишены поселений высших цветковых растений. Изредка на водоразделе встречается *Iljinia regelii*, [1] водный режим которого мы изучали. В сильной степени разреженные сообщества находятся в руслах временных водотоков — сайрах. Доминанты одного из таких сообществ — саксаулово-ильиниевого — также служили объектами исследований.

При смене степного типа растительности пустынным наблюдаются изменения в структуре и флористическом составе сообществ, а также в наборе основных жизненных форм. Эти смены сопровождаются и изменениями листовой анатомии доминирующих видов, что связано в основном с недостатком воды; в степной зоне, как правило, преобладают растения склероморфного типа структуры, а в пустынной — суккулентного (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988; Шийрэвдамба, 1989).

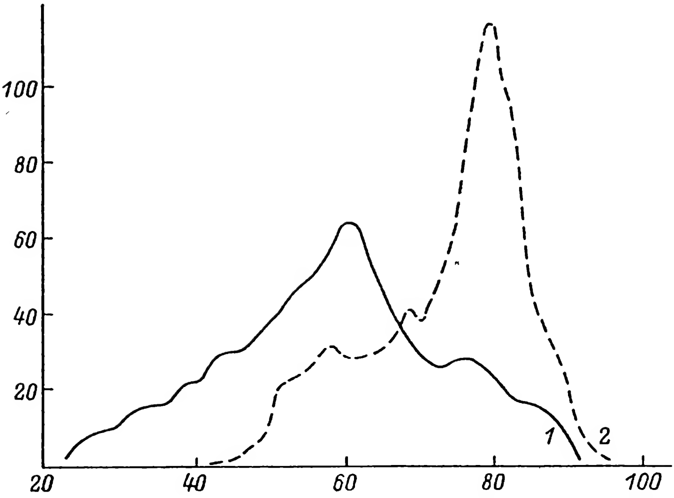
Для получения характеристики водного режима растений в дневной и сезонной динамике были изучены содержание воды, определяемое с помощью гравиметрического метода, интенсивность транспирации, определяемая методом быстрого взвешивания (Иванов и др., 1950), и реальный водный дефицит (Čatský, 1962). Рассмотрены флуктуации сосущей силы листьев (Шардаков, 1953), у каждого вида определен сублетальный водный дефицит (Горышина, Самсонова, 1966; Бобровская, 1971). Проводились наблюдения за температурой и влажностью воздуха, большое внимание уделялось определению величины физического испарения. Подробнее все методы определения были рассмотрены ранее (Бобровская, 1985, 1991).

Результаты и их обсуждение

Различия между степными и пустынными видами первоначально можно было наблюдать по тому количеству воды, которое накапливают их органы ассимиляции. В целом степные растения отличаются сравнительно невысоким содержанием воды и заметно выраженной ее флуктуацией. В сухих степях меньше всего оводнены плотно- и рыхлодерновинные злаки, более всего — луки. Однако содержание воды в листьях сухостепных растений Средней

---

[1] Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981).



Содержание воды в листьях степных (*1*) и пустынных (*2*) растений.

По оси абсцисс — числу случаев, % от общего числа наблюдений; по оси ординат — содержание воды, % к сырой массе.

Халхи, несмотря на существенные сезонные изменения оводненности, ни разу не было ниже 39—40%.

С увеличением аридности климата в пустынных степях Северной Гоби оводненность степных растений сокращается, при этом резко возрастает амплитуда колебаний ее величин. При наступлении летней засухи у *Cleistogenes songorica* содержание воды снижалось почти до 20%. У ряда видов, произрастающих совместно с ним, этот порог был выше ненамного; лишь у луков содержание воды сохранялось достаточно высоким. Значительные колебания содержания влаги в листьях степных растений отмечаются большинством исследователей (Свешникова, Бобровская, 1969; Свешникова, 1979; Горшкова, Зверева, 1982; Егорова, 1988, и др.), однако следует сказать, что наиболее сильно это свойство проявляется у растений пустынных степей Монголии.

Последовательное возрастание аридности климата, в результате которого степной тип растительности сменяется пустынным, не приводит к снижению запасов влаги в органах ассимиляции растений. Напротив, оводненность доминантов пустынных сообществ по сравнению со степными заметно возрастает. Возрастает и стабильность их водного запаса.

Сопоставление оводненности степных и пустынных видов (см. рисунок) на основании частотного распределения ее величин свидетельствует о том, что степные растения оводнены хуже, а границы, в которых идут изменения оводненности, у степных видов шире, чем у пустынных.

Скорость водообменных процессов (интенсивности транспирации — ИТ) у растений сухих степей Средней Халхи, несмотря на видовые различия, как правило, колеблется в пределах от 100 до 500 мг/г·ч, а максимальная ее величина (*Caragana stenophylla, C. microphylla, Stipa krylovii*) достигает 1000—1200 мг/г·ч. Следует напомнить, что наличие у растения ИТ величиной 1000 мг/г·ч означает, что оно расходует в течение 1 ч количество воды, равное по весу его зеленой массе. Потери воды на транспирацию в пустынных степях увеличиваются до 1300—1400 мг/г·ч, хотя чаще всего она составляет 100—600 мг/г·ч (табл. 1).

Для большинства пустынных растений наиболее типичны (более чем в 75% случаев) величины ИТ в пределах 100—300 (400) мг/г·ч. Максимальные величины даже у интенсивно расходующего влагу вида *Brachanthemum gobicum*

ТАБЛИЦА 1

Максимальная интенсивность транспирации, мг/г · ч

Названия растений	Сухая степь, Средняя Халха	Пустынная степь, Северная Гоби	Остепненная пустыня		Настоящая пустыня, Заалтайская Гоби	Крайнеаридная пустыня, Заалтайская Гоби	
			Заалтайская Гоби	Северная Гоби		сайр	водораздел
Artemisia frigida	970 ± 70	1400 ± 110					
Stipa glareosa			1340 ± 170				
S. gobica		1300 ± 120					
Cleistogenes songorica		1300 ± 120	1090 ± 130				
Allium mongolicum		1000 ± 80	1260 ± 70				
Caragana stenophylla	1220 ± 170						
C. microphylla	1040 ± 150						
Stipa krylovii	1020 ± 100						
Allium polyrrhizum		1000 ± 90	990 ± 90				
Brachanthemum gobicum				1000 ± 90			
Cleistogenes squarrosa	960 ± 100						
Nitraria sibirica				900 ± 50			
Sympegma regelii					870 ± 100		
Agropyron cristatum	810 ± 60						
Reaumuria soongorica				800 ± 60	570 ± 80		
Anabasis brevifolia			750 ± 60				
Leymus chinensis	720 ± 50						
Allium bidentatum	660 ± 50						
Zygophyllum xanthoxylon				550 ± 50	330 ± 50		
Z. potaninii						520 ± 70	
Haloxylon ammodendron				430 ± 50	360 ± 50	500 ± 70	
Salsola passerina				500 ± 30			
Iljinia regelii							300 ± 30

не превышали 1000 мг/г·ч, у остальных видов эти значения были еще ниже. У *Haloxylon ammodendron, Zygophyllum xanthoxylon* и *Salsola passerina* ИТ почти никогда не превышала 500 мг/г·ч. Самая низкая ИТ была обнаружена у ильинии, произрастающей на водоразделах крайнеаридных пустынь: наиболее типичная — 0—200, максимальная — 300 мг/г·ч.

Из проведенных расчетов следует, что для испарения максимально возможного количества воды степной вид *Artemisia frigida* затрачивает более 34 тыс. Дж энергии, а пустынный вид *Haloxylon ammodendron* — менее 12 тыс. Дж.

Результаты опыта по выявлению влияния полива на транспирацию (объекты — пустынно-степной дерновинный злак *Stipa gobica* и пустынный полукустарник *Anabasis brevifolia*) свидетельствуют о том, что после полива транспирация обоих видов увеличилась. Однако при одинаковой норме полива интенсивность транспирации у ковылька сохранялась более высокой (почти в 2 раза), чем у баглура. Определения Т. И. Казанцевой (личное сообщение) надземной фитомассы показали, что после полива продуктивность ковылька возросла в 7 раз, а баглура — всего в 1.5 раза, т. е. степным злаком дополнительная влага использовалась значительно продуктивнее, чем пустынным полукустарником.

Расход растениями влаги приводит к недостаточному насыщению водой их листьев. В работах различных исследователей (Fischer, Türner, 1981; Osmond et al., 1981; Крамер, Козловский, 1983, и др.) было доказано, что прогрессивно увеличивающаяся нехватка воды в листьях пагубно сказывается на различных аспектах жизни растений. Считается, что от засухи продуктивность снижается больше, чем от всех остальных причин вместе взятых. С увеличением водного дефицита ускоряется старение листового аппарата, так как меняется баланс регуляторов роста клеток; под действием засухи начинают преобладать гидролитические процессы и пр.

Достаточно низкое содержание воды и высокая ИТ способствуют возникновению существенного дефицита воды в листьях степных растений Монголии на некоторых этапах сезонного развития (табл. 2). И хотя в сухой степи реальный дефицит влаги обычно (более чем в 75% случаев) составляет 6—12%, в экстремальных ситуациях у ряда сухостепных видов (*Stipa krylovii, Caragana stenophylla*) он возрастает до 30—35%. Среди степных видов максимальный водный дефицит обнаружен у доминантов пустынных степей; исключение составляют луки, у остальных же видов при наступлении засухи он достигает огромных размеров — 40—45%.

При сравнении реального и сублетального дефицита выяснилось, что у растений сухих степей водный дефицит непосредственно не приводит к нарушению жизнеспособности листового аппарата. У всех же пустынно-степных видов, включая и луки, обнаруживается недостаток воды, приближающийся к критическому для каждого вида уровню дегидратации или достигающий его.

Для доминантов пустынных сообществ большой водный дефицит, как правило, не типичен, а его величины не имеют столь сильных колебаний, как у степных растений. Все флуктуации водного дефицита у пустынных растений происходят в более узком диапазоне значений. Однако и в пустынях есть виды, которые больше других испытывают затруднения в снабжении водой органов ассимиляции. В Северной Гоби, например, таким видом является *Brachanthemum gobicum*, а в Заалтайской — *Nitraria sphaerocarpa* и *Zygophyllum potaninii*.

Оказалось, что среди пустынных растений Монголии самый низкий водный дефицит развивается у *Iljinia regelii*, произрастающего в наиболее экстремальных условиях — на водоразделах крайнеаридных пустынь (водный дефицит у этого вида ни разу не превышал 10—20%).

ТАБЛИЦА 2

Водный дефицит в листьях степных и пустынных растений, % к полному насыщению

Названия растений	Водный дефицит		
	минимальный	максимальный	сублетальный
Средняя Халха			
Сухие степи			
Caragana stenophylla	3.3 ± 0.3	34.3 ± 3.4	52 ± 2.7
Stipa krylovii	2.9 ± 0.6	33.0 ± 2.2	49 ± 2.6
Artemisia frigida	11.8 ± 0.3	28.0 ± 1.4	46 ± 3.8
Cleistogenes squarrosa	3.3 ± 0.5	27.0 ± 2.5	86 ± 4.3
Leymus chinensis	1.0 ± 0.3	22.9 ± 2.4	52 ± 3.1
Agropyron cristatum	3.6 ± 1.7	20.8 ± 2.0	65 ± 4.1
Caragana microphylla	3.6 ± 0.3	20.6 ± 1.9	49 ± 3.5
Allium bidentatum	3.4 ± 0.7	16.9 ± 1.3	31 ± 2.0
Северная Гоби			
Пустынные степи			
Cleistogenes songorica	4.2 ± 1.5	48.0 ± 2.1	—
Stipa gobica	4.4 ± 1.2	46.0 ± 2.5	47 ± 3.7
Artemisia frigida	1.1 ± 0.5	44.8 ± 1.8	45 ± 3.0
Allium polyrrhizum	3.9 ± 1.3	22.7 ± 1.8	25 ± 1.9
A. mongolicum	2.5 ± 0.5	21.4 ± 1.7	22 ± 2.1
Остепненные пустыни			
Salsola passerina	2.7 ± 0.3	28.7 ± 0.9	47 ± 2.5
Brachanthemum gobicum	1.4 ± 0.3	27.0 ± 1.2	56 ± 3.1
Reaumuria soongorica	1.0 ± 0.2	18.9 ± 2.1	43 ± 3.9
Zygophyllum xanthoxylon	0.4 ± 0.1	16.4 ± 0.8	43 ± 1.9
Nitraria sibirica	0.7 ± 0.1	18.7 ± 1.5	47 ± 1.9
Haloxylon ammodendron	0.4 ± 0.1	16.9 ± 1.0	45 ± 2.0
Заалтайская Гоби			
Остепненные пустыни			
Cleistogenes songorica	1.2 ± 0.8	32.1 ± 2.4	81 ± 4.5
Stipa glareosa	1.0 ± 0.8	30.2 ± 2.7	52 ± 3.4
Anabasis brevifolia	0.8 ± 0.4	25.5 ± 1.5	37 ± 3.2
Allium polyrrhizum	1.4 ± 0.5	16.1 ± 0.5	26 ± 3.7
Allium mongolicum	1.3 ± 0.5	15.0 ± 0.9	25 ± 2.5
Настоящие пустыни			
Reaumuria soongorica	1.2 ± 0.6	23.0 ± 2.6	42 ± 3.3
Sympegma regelii	1.2 ± 0.6	22.1 ± 2.0	44 ± 3.1
Nitraria sphaerocarpa	1.3 ± 0.3	20.3 ± 1.8	27 ± 2.5
Haloxylon ammodendron	1.0 ± 0.4	14.2 ± 0.6	45 ± 3.1
Zygophyllum xanthoxylon	1.8 ± 0.5	13.4 ± 1.9	40 ± 1.7
Крайнеаридные пустыни			
Zygophyllum potaninii	0.8 ± 0.5	20.1 ± 1.6	24 ± 2.7
Haloxylon ammodendron	1.0 ± 0.7	18.7 ± 1.3	44 ± 3.2
Iljinia regelii	0.6 ± 0.3	12.1 ± 1.0	39 ± 2.2

Если на южной границе распространения степных сообществ в период затяжной засухи реальный водный дефицит у растений приближается к повреждающему, то у пустынных видов во всех подзональных вариантах существует ощутимая разница между реальным и критическим дефицитом. Это свидетельствует о наличии у них своего рода резерва засухоустойчивости.

О напряженности водного режима судят по сосущей силе листьев. Обнаружено, что у основного ядра доминантных видов в степных и пустынных ценозах Монголии сосущая сила часто оказывается выше, чем у видов сходных по характеру растительного покрова других областей Евразии. Если, однако, ее максимальные величины в период засухи у степных растений не превышали 5800 кПа (58 атм), то у пустынных они были почти в 2 раза выше — 10 000 кПа (100 атм). Наибольшая величина сосущей силы (17 000 кПа) обнаружена у черного саксаула, произрастающего на засоленных плотно сцементированных почвах, изолированных от грунтовых вод.

В периоды с оптимальным сочетанием температуры воздуха и влажности почвы сосущая сила листьев снижается, причем у степных растений она снижается в 1.5 раза больше, чем у пустынных. Таким образом, у доминантов пустынных фитоценозов сосущая сила листьев постоянно выше, чем у доминантов степных.

Проделанный анализ позволил с уверенностью говорить о том, что при переходе от степного типа растительности к пустынному происходят значительные изменения в характере водообмена у тех растений, которые в каждом конкретном подзональном варианте формируют наиболее типичные растительные сообщества.

Заметно различаются степные и пустынные виды по характеру оводненности. Степные виды в целом оводнены хуже, чем пустынные, причем в пределах степной зоны запас воды в листьях растений при продвижении на юг сильно снижается. У пустынных видов воды в органах ассимиляции больше, а подзональные смены идут таким образом, что с увеличением аридности климата оводненность пустынных растений или не изменяется, или изменяется довольно слабо. Степные виды чутко реагируют на перемены условий влагообеспеченности — у них заметно колеблется содержание водного запаса, пустынные же отличаются достаточно высокой стабильностью оводненности.

Различаются эти растения и по интенсивности транспирации. От центра степной зоны к ее южным окраинам происходит возрастание скорости отдачи воды в атмосферу. Интенсивность транспирации в пустынных сообществах по сравнению со степными резко падает. Самая низкая среди пустынных растений ИТ обнаружена у растений крайнеаридной пустыни, там, где почвенная и атмосферная сухость, а также температуры достигают своего максимума.

Степные виды отличаются частым возникновением значительного дефицита воды в листьях, особенно на южном пределе существования степных экосистем, где реальный водный дефицит опасно приближается к критическим для каждого вида пределам дегидратации. Вероятно, именно дефицит влаги в листьях и ограничивает продвижение на юг представителей степной флоры. Как правило, пустынным видам большой водный дефицит не свойствен, минимальный же дефицит был обнаружен у растений крайнеаридных пустынь. У подавляющего большинства пустынных видов постоянно существует заметный разрыв между реальным и сублетальным дефицитом.

Было подтверждено, что степные растения не могут развивать такую же высокую сосущую силу, как пустынные. Вероятно, это — также одна из причин, ограничивающих продвижение на юг степных фитоценозов.

Сопоставление данных позволило предположить, что пустынные растения более независимы от факторов среды, чем степные. Следует также подчеркнуть, что интенсивность водообменных процессов в пустынной зоне оказалась явно ниже, чем в степной. О снижении интенсивности процессов жизнедеятельности свидетельствуют данные о потенциальном фотосинтезе растений (Слемнев, 1980), находящихся в зоне контакта степей и пустынь Северной Гоби. У пустынно-степных растений в зависимости от видовой принадлежности он изменяется в диапазоне 14—140, а у пустынных — 16—83 мг CO_2/г сухого вещества. Известно, что у пустынных растений интенсивность дыхания и интенсивность ростовых процессов ниже.

Данными о водном режиме растений аридных областей Монголии подтверждаются выводы (Чернов, 1975) о том, что существуют «активный» путь противодействия неблагоприятным факторам — повышение интенсивности процессов жизнедеятельности — и «пассивный», связанный с ее понижением. «Активная» адаптация в экстремальных условиях способствует более широкому распространению вида, однако усиление интенсивности тех или иных процессов делает организм уязвимее к лимитирующим факторам. По-видимому, поэтому в пессимальных условиях может происходить замедление обменных процессов, что должно способствовать более экономному расходованию энергетических ресурсов, повышению устойчивости к неблагоприятным воздействиям.

Работы по изучению водного режима растений аридных областей дают возможность предположить, что здесь реализованы два различных пути приспособления к экстремальным условиям. Адаптивные свойства степных растений, по-видимому, чаще всего связаны с достаточно высокой интенсивностью физиологических процессов, а лабильность их реакции способствовала тому, что степные сообщества стали занимать обширные пространства в пределах Евразиатского материка. Для доминантов пустынных ценозов этой части Палеарктики, особенно находящихся в пессимальных условиях, устойчивость к воздействию факторов среды проявляется в снижении интенсивности обменных процессов.

Таким образом, смена степного типа растительности пустынным сопровождается серьезными изменениями в характере водообмена у растений — одного из важнейших показателей функционирования растительного организма, особенно в условиях, когда вода является лимитирующим фактором.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Береснева И. В. Климат // Сухие степи Монгольской Народной Республики. Ч. 1. Л., 1984. С. 52—58.

Бобровская Н. И. О водном балансе древесных и кустарниковых видов песчаной пустыни Каракумы // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 3. С. 361—368.

Бобровская Н. И. Водный режим деревьев и кустарников пустынь. Л., 1985. 96 с.

Бобровская Н. И. Водный режим степей и пустынь Монголии. Л., 1991. 152 с.

Борисова И. В., Попова Т. А., Буевич З. Г. Фенология степных сообществ Монголии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 2. С. 177—190.

Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Структура растений Заалтайской Гоби // Пустыни Заалтайской Гоби. Ч. 2. Л., 1988. С. 44—106.

Горшкова А. А., Зверева Г. К. Экология степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск, 1982. С. 19—41.

Горышина Т. К., Самсонова Л. И. Водный дефицит в листьях травянистых растений разных сезонных групп // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 5. С. 670—677.

Гунин П. Д. Общие черты климата // Пустыни Заалтайской Гоби. Ч. 1. М., 1986. С. 27—29.

Егорова Л. Е. Водный режим травянистых растений основных феноритмотипов в полупустынях Калмыкии // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 16 с.

Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185.

Карамышева З. В., Волкова Е. А., Рачковская Е. И., Сумерина И. Ю. Карта растительности для Национального атласа Монголии // Геоботаническое картографирование 1987. Л., 1987. С. 5—26.

Крамер П. И., Козловский Т. Физиология древесных растений. Пер. с англ. М., 1983. 482 с.

Свешникова В. М. Доминанты казахстанских степей. Л., 1979. 192 с.

Свешникова В. М., Бобровская Н. И. Водный режим // Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей Центрального Казахстана. Л., 1969. С. 78—82, 165—170.

Слемнев Н. Н. Фотосинтез // Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Ч. 1. Л., 1980. С. 136—154.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 220 с.

Шардаков В. С. Водный режим хлопчатника. Ташкент, 1953. 96 с.

Шийрэвдамба Ц. Анатомическая характеристика растений основных природных зон Монгольской Народной Республики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 19 с.

Cǎtský I. Determination of water deficit in disks cut of foliage leaves // Biol. plant. (Praga). 1962. N 4. P. 306—314.

Fischer R. A., Tŭrner N. C. Plant productivity in the arid and semiarid zones // Ann. Rev. Plant. Phys. 1981. Vol. 29. P. 217—317.

Osmond G. B., Bjorkman O. B., Anderson D. I. Physiological process in plant ecology. Berlin—Heidelberg—N. Y., 1981. 358 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 XII 1993

SUMMARY

The comparison of water relations of plants in steppe and desert subzones of Mongolia was made. The characteristic features of water balance of steppe and desert dominants are different. The adaptations of steppe plants are often expressed in high intensity of physiological processes including water exchange. The drought resistance of desert plants is realized by the decrease in the exchange processes that leads to greater independence on environmental factors.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.2

© 1994

М. С. Новоселова

НОВЫЙ ГИБРИД РОДА *ERIOPHORUM* (*CYPERACEAE*)

M. S. NOVOSELOVA. A NEW HYBRID OF THE GENUS *ERIOPHORUM* (*CYPERACEAE*)

Описан новый гибрид *Eriophorum* × *gracilifolium*.

Виды рода *Eriophorum* L. довольно часто гибридизируют между собой и образуют обычно фертильное потомство (Raymond, 1957). Известны следующие гибриды пушиц: *Eriophorum* × *polystachio-vaginatum* Beauverd (1937), *E. triste* (Th. Fries) Hadač et Löve × *E. scheuchzeri* Hoppe (= *E.* × *sorenseni* Raymond (1950)), *E. angustifolium* Honck. × *E. scheuchzeri* (= *E.* × *rousseauianum* Raymond (1950)), *E. chamissonis* C. A. Mey. × *E. spissum* Fernald (=*E.* × *porsildii* Raymond (1951)), *E. spissum* × *E. russeolum* Fries (= *E.* × *pylaieanum* Raymond (1951)), *E. chamissonis* × *E. angustifolium* (=*E.* × *beringianum* Raymond (1957)). В качестве гибрида *E. russeolum* и *E. scheuchzeri* рассматривается рядом авторов (Raymond, 1954; Толмачев, 1966, 1986; Jermy, 1980) и *E.* × *medium* Anderss., описанный как самостоятельный вид (Andersson, 1857).

В настоящей статье описывается новый гибрид, обнаруженный нами при изучении гербарных материалов по роду *Eriophorum*, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE).

Eriophorum × gracilifolium Novosselova hybr. nov. (= *E. gracile* Koch × × *E. latifolium* Hoppe). — Planta 44—48 cm alta, rhizomate abbreviato. Culmi trigoni, laeves, tenues, 0.3—0.4 mm in diam., basi vaginis foliorum fuscis vel flavido-fuscis praediti. Folia culmea 2, superius vagina flavido-viridi, 2.8—3 cm lg. et lamina bene evoluta, 8.5—9 cm lg. donata. Laminae foliorum 0.9—2.3 mm lt., planae, apice triquetrae, culmo breviores. Inflorescentia trispiculata, spicula una sessili, ceteris stipite scaberrimo 0.5—1.5 cm lg. fultis. Gluma inferior 2.5—4 cm lg., vagina atro-brunnea et lamina plus minusve evoluta, setiformi, viridi, 1.5—3 cm lg. praedita. Spiculae fructificatione 2 cm lg., plus minusve campanulato-congestae, sparsae subcontricatae, albae, subnitidae. Bracteae late lanceolatae, griseolo-rufulae, saepe vix viridulae, rubeolo-aspersae, anguste albo-membranaceo-marginatae, 3—5 nerves. Fructus obovoidei, 3.5—3.7 mm lg., 0.9—1 mm lt., ferruginei, breviter rostrati.

Typus: «Prov. Petropolitana, distr. Luga, paludula turfosa ad ripam amniculi circa molas prope Lugam, 9 VIII 1918, S. Ganeschin» (LE).

Ab *E. gracili* Koch rhizomate abbreviato (nec repente), laminis foliorum planis (nec triquetris), setis nitidis (nec opacis), fructibus 3.5—3.7 mm lg., ferrugineo-fuscis, breviter rostratis (nec (2.5) 2.8—3 (3.2) mm lg., alutaceis vel pallide brunneis, erostribus) differt. Ab *E. latifolio* Hoppe laminis foliorum angustioribus, 0.9—2.3 (nec 3—8) mm lt., bracteis 3—5 nervibus (nec uninervibus), necnon fructibus angustioribus, 0.9—1 (nec 1—1.2 (1.5)) mm lt. distinguitur.

Растение 44—48 см выс., с укороченным корневищем. Стебли трехгранные, гладкие, тонкие, 0.3—0.4 мм в диам., при основании с бурыми или желтовато-бурыми влагалищами листьев. Стеблевых листьев 2, верхний с желтовато-зеленым влагалищем 2.8—3 см дл. и хорошо развитой листовой пластинкой 8.5—9 см дл., листовые пластинки 0.9—2.3 мм шир., плоские, на верхушке трехгранные, короче стебля. Соцветие из 3 колосков: один сидячий, остальные на острошероховатых ножках 0.5—1.5 см дл. Нижний кроющий лист 2.5—4 см дл., с темно-бурым влагалищем и более или менее развитой зеленой щетиновидной листовой пластинкой 1.5—3 см дл. Пуховки 2 см дл., более или менее колокольчатые, с редкими, слегка спутанными, белыми блестящими волосками. Кроющие чешуи широколанцетные, серовато-рыжеватые, часто с зеленоватым оттенком и красноватыми крапинками, с узкими белоперепончатыми краями, 3—5 жилками. Плоды обратнояйцевидные, 3.5—3.7 мм дл., 0.9—1 мм шир., ржаво-бурые, с коротким носиком.

Тип: «Петроградская губ., Лужский у., торфяное болотце на берегу речки около мельницы близ Луги, 9 VIII 1918, С. С. Ганешин» (LE!).

От *E. gracile* Koch отличается укороченным (а не ползучим) корневищем, плоскими (а не трехгранными) листовыми пластинками, блестящими (а не матовыми) волосками пуховок, плодами 3.5—3.7 мм дл., ржаво-бурыми, с коротким носиком (а не (2.5) 2.8—3 (3.2) мм дл., серовато-желтоватыми или светло-коричневыми, без носика). От *E. latifolium* Hoppe отличается более узкими, 0.9—2.3 (а не 3—8) мм шир., листовыми пластинками, кроющими чешуями с 3—5 (а не с 1) жилками, более узкими, 0.9—1 (а не 1—1.2 (1.5)) мм шир., плодами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Толмачев А. И. Род *Eriophorum* L. — Пушица // Арктическая флора СССР. М.—Л., 1966. Т. 3. С. 9—28.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы филогенеза. Новосибирск, 1986. 195 с.

Andersson N. J. Om i Sverige förekommande arter af slägtet *Eriophorum* med ett ax // Bot. Not. 1857. S. 62—63.

Beauverd G. Herborisation dans la vallée de la Guisane (Dauphiné) // Bull. Soc. Bot. Genéve. Sér. 2. 1937. Vol. 27. P. 90—94.

Jermy A. C. Eriophorum L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 280—281.

Raymond M. Quelques entités mineures nouvelles de la flore du Québec. I // Nat. Canad. 1950. Vol. 77. N 1-2. P. 67—70.

Raymond M. Two new *Eriophorum* hybrids from North-Eastern North America // Sv. Bot. Tidskr. 1951. Bd 45. H. 3. S. 523—531.

Raymond M. What is *Eriophorum chamissonis* C. A. Mey.? // Sv. Bot. Tidskr. 1954. Bd 48. H. 1. S. 65—82.

Raymond M. A new *Eriophorum* hybrid // Mém. Jard. Bot. Montréal. 1957. N 49. P. 182—184.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 XII 1993

УДК 582.683.2 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 5

В. И. Дорофеев

НОВЫЕ ДАННЫЕ О КРЕСТОЦВЕТНЫХ КАВКАЗА [1]

V. I. DOROFEEV. THE NEW DATA ON *BRASSICACEAE* OF THE CAUCASUS

Приведены 7 новых для Кавказа видов: *Camelina alyssum, Cardamine ochroleuca, Erophila krockeri, Erucastrum cretaceum, Diplotaxis viminea, Lepidium virginicum, Sisymbrium volgense.* Предложено рассматривать некоторые виды рода *Sisymbrium* в составе рода *Chamaeplium*: *C. officinale, C. runcinatum*; *Hesperis tristis* — в составе рода *Hesperidium* (*H. tristis*). Приведены 2 новые видовые комбинации — *Strigosella meyeri* и *Chamaeplium runcinatum.* Отмечено, что *Erophila praecox, Lepidium texanum* и *Strigosella stenopetala* ошибочно указывались для Кавказа.

1. *Camelina alyssum* (Mill.) Thell.

Долгое время экземпляры этого вида определялись исследователями как *C. sativa* (L.) Crantz. Оба вида хорошо отличаются друг от друга по зрелым плодам: *C. alyssum* имеет деформированные из-за непропорционального роста створки, у *C. sativa* створки плотные, несминаемые, плоды несколько мельче, чем у первого вида.

Распространение. ЦК: В. Кум.; ВК: В. Сул., Ман.-Самур.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Севан.

2. *Cardamine ochroleuca* Stapf, 1886, Die Botanischen Ergebnisse, 2 : 29.

Описан из Ирана. Тип: «In humidis montis Elwend supra Gendjname, 2700 m, 21 V 1882, J. Polak et Th. Pichler».

C. ochroleuca морфологически сходен с *C. uliginosa* Bieb. Однако если *C. uliginosa* чаще имеет лепестки, окрашенные в белый цвет или различные оттенки сиреневого цвета, то *C. ochroleuca* имеет желтые лепестки.

Распространение. ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Севан., Нах., Занг.; Т.

3. *Erophila krockeri* Andrz.

Среди представителей рода этот вид самый длинноплодный (стручок до 9 мм дл.). Соотношение длины к ширине — около 4. Форму плода можно охарактеризовать как узколанцетную.

Распространение. ЗП: З. Ставр.; ЗК: Уруп.-Теб.; ЗЗ: Туап.-Адл.; ЦЗ: Карт-Ю. Ос.; Т.

В связи с изучением кавказских коллекций рода *Erophila* в БИН РАН мною было отмечено, что нахождение на Кавказе *E. praecox* (Stev.) DC. сомнительно.

4. *Erucastrum cretaceum* Kotov.

Вид морфологически очень близок *E. armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet. Основной отличительный признак — перисторассеченные или перистораздельные листья. На этот признак у *E. armoracioides* (*Brassica elongata* auct.) первым обратил внимание И. Шмальгаузен (1895), выделив var. *pinnatifida.* М. Котов (1939, 1979) привел *E. cretaceum* только для южных районов Украины и европейской части России.

Распространение. ЗК: Бело-Лаб.; Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум.; ВК: В. Сул.; ВЗ: Алаз-Агрич.

5. *Diplotaxis viminea* (L.) DC.

---

[1] Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда Дж. Сороса.

Растения этого нового для Кавказа вида долго принимались за *D. muralis* (L.) DC., однако *D. viminea* и *D. muralis* хорошо отличаются друг от друга по форме лепестков. У *D. viminea* лепестки треугольной формы, без явной границы между ноготком и отгибом, а у *D. muralis* они имеют хорошо выраженные ноготок и отгиб. Эти признаки вполне четко видны на микрофишах типового материала (LINN 836/18, 836/21).

Распространение. ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.

6. *Lepidium virginicum* L.

Теперь уже достаточно хорошо представленный в Старом Свете североамериканский вид *L. virginicum* входит в группу близкородственных видов, среди которых упоминается *L. texanum* Buckley. A. Thellung (1906) рассматривал последний вид в составе *L. virginicum* в качестве подвида и при этом отмечал, что *L. texanum* имеет спинкокорешковый зародыш, а *L. virginicum* — бококорешковый.

Анализ имеющегося материала показал, что на Кавказе из представителей близкородственной группы таксонов имеется только *L. virginicum.*

Распространение. ВК: В. Сул.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.

7. *Sisymbrium volgense* Bieb. ex Fourn.

Вид чрезвычайно активно расширяет свой ареал, распространяясь главным образом по территориям, освоенным человеком. Наиболее широко он распространился по Восточной Европе, однако не так давно он был впервые отмечен в Ставропольском крае (Новоселицкий р-н, 50-й км шоссе Буденовск—Александровское, 13 VI 1988, № 607, А. Долматова, В. Дорофеев, Л. Крупкина, Г. Медведева, И. Соколова, Ю. Росков).

Распространение. ВП: В. Ставр.

8. **Strigosella meyeri (Boiss.) V. I. Dorof. comb. nov.** — *Malcolmia meyeri* Boiss.

Достаточно своеобразный вид, издавна привлекающий к себе внимание ботаников. C. Meyer (1831) определил его как *Hesperis crenulata* DC. Позже E. Boissier (1842) по сборам Мейера описал новый вид — *Malcolmia meyeri* Boiss. Отмечу, что среди видов рода *Malcolmia* этот вид несколько обособлен из-за почти полного отсутствия опушения и стеблеобъемлющих листьев. F. Dvorak (1972) перенес данный вид в род *Maresia* Pom. — *M. meyeri* (Boiss.) Dvorak, где этот вид по строению плода оказался еще более чужеродным, поскольку у представителей рода *Maresia* рыльце головчатое, или слабо-2-лопастное. У *Strigosella meyeri* рыльце только со сбегающими лопастями, что сближает упомянутый вид с видами рода *Strigosella.*

Распространение. ВК: Кубин.; ЮЗ: Нах., Занг., Ю. Караб., Мегр.-Занг.; Т.

9. *Strigosella stenopetala* (Bernh.) Botsch.

Указанный В. П. Бочанцевым (1972) вид в действительности во флоре Кавказа отсутствует. Признак, по которому *S. stenopetala* отличается от близких видов, — длинные тычинки со сросшимися нитями — не был обнаружен на представляющем этот вид экземпляре («In Armenia ruthenica ubique, 1837, N 134, Dr. Koch») с Кавказа; принадлежность этого экземпляра к *S. africana* (L.) Botsch. несомненна.

10. *Chamaeplium* Wallr. 1822, Sched. Crit. 1 : 376.

Лектотип: *C. officinale* (L.) Wallr.

F. Wallroth (1822) выделил этот род на основании достаточно характерной продолговато-пирамидальной формы плода. Такую форму иногда называют шиловидной. Из представителей этого рода на Кавказе встречаются 2 вида: 1) *C. officinale* (L.) Wallr. 1822, Sched. Crit. 1 : 377. — *Erysimum officinale* L. 1753, Sp. Pl.: 660. — *Sisymbrium officinale* (L.) Scop. 1772, Fl. Carn. 2 : 26; 2) **Chamaeplium runcinatum (Lag. ex DC.) V. I. Dorof. comb. nov.** — *Sisymbrium runcinatum* Lag. ex DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 478.

11. *Hesperidium* (DC.) G. Beck, 1892, Fl. Nieder-Oesterr.: 474. — *Hesperis* L. Sect. *Hesperidium* DC. 1824, Prodr. 1 : 188.

Тип: *H. tristis* (L.) G. Beck.

A. De Candolle (1824) выделил вид *Hesperis tristis* в монотипную секцию благодаря его сильной обособленности в роде *Hesperis*. От прочих видов рода *H. tristis* отличается своеобразной окраской венчика — желтовато- или зеленовато-бурой с темными жилками. Ни один вид рода *Hesperis* не имеет такой килеватой с гипертрофированными ребрами рамки, которая почти в 2 раза шире створок. Нет в роде *Hesperis* и аналогов по длине плодоножек — до 105 мм. Перечисленные признаки убеждают нас в обоснованности точки зрения G. Beck von Mannagetta (1892), выделившего этот вид в самостоятельный род.

Распространение. ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ВЗ: Ширв.

Гербарные коллекции, исследованные при подготовке настоящей статьи, хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE). При указании распространения использовано районирование, разработанное А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцев В. П. Род *Strigosella* Boiss. и его отношение к роду *Malcolmia* R. Br. (*Cruciferae*) // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 9. С. 1033—1046.

Котов М. И. Brassicaceae // Флора европейской части СССР / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1979. Т. 4. С. 30—148.

Котов М. І. Флора і рослинність крейдяних відслонень в Донецькому Басейні та використання їх в сільскому господарстві // Журн. Інст. бот. АН УРСР. 1939. Т. 21-22. С. 221—241.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Шмальгаузен И. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Т. 1. Киев, 1895. 468 с.

Beck von Mannagetta G. R. Flora von Nieder—Österreich. H. 2. Abt. 1. Wien, 1892. 889 S.

Boissier E. Plantae Aucherianae orientalis enumeratae cum novarum specierum descriptione // Ann. Sci. Nat. Ser. 2. 1842. T.17. P. 1—399.

De Candolle A. P. Prodromus systematik naturalis regni vegetabilis. Pars 1. Parisiis, 1824. 748 p.

Dvořak F. Study of characters of the genus *Malcolmia* R. Br. in Aiton. Part. 3 // Feddes Repert. 1972. Vol. 83. N 4. P. 265—275.

Meyer C. A. Verzeichniss der Pflanzen... St. Petersburg, 1831. 241 p.

Stapf O. Die botanischen Ergebnisse der Polakschen Expedition nach Persien im Jahre 1882. T. 1-2. Wien, 1885—1886. 79 p.

Thellung A. Die Gattung *Lepidium* (L.) R. Br. Zurich, 1906. 340 S.

Wallroth F. G. Schedulae critiae de plantis florae Halensis selectis. T. 1. Halae, 1822. 516 p.

Ботаничеєкий институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 XII 1993

УДК 582. 662 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 5

Ю. Л. Меницкий

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE* ФЛОРЫ КАВКАЗА[1]

Yu. L. MENITSKY. THE SYNOPSIS OF *CHENOPODIACEAE* OF CAUCASIAN FLORA

Приведен список дикорастущих видов сем. *Chenopodiaceae* флоры Кавказа.

В настоящей работе составлен список видов сем. *Chenopodiaceae* Vent. по системе, принятой во «Флоре СССР» (Ильин, 1936). Указания на распространения даны по материалам Кавказского гербария (LE) и литературным данным, перечень которых приведен в библиографии. Цитация и синонимика приведены сокращенно в соответствии с ранее использованной формой (Меницкий, 1991а, б, 1992; Михеев, 1992).

Subfam. 1. *Chenopodioideae*

Tribus 1. *Polycnemeae* Dumort.

1. *Polycnemum* L.

1. *P. arvense* L. 1753. — *P. vulgare* Pall. 1771. — ЗП; ЦК; ВК; ЗЗ; ВЗ; ЮЗ. Указан для ВП; ЗК (Гроссгейм, 1945 : 118; Галушко, 1978 : 216; Танфильев, Кононов, 1987 : 34).
2. *P. majus* A. Br. 1841. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ. Указан для ЮЗ (Гроссгейм, 1945 : 118).

Tribus 2. *Hablitzieae* Ulbrich

2. *Hablitzia* Bieb.

1. *H. tamnoides* Bieb. 1817. — ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗП (Танфильев, Кононов, 1987 : 34); ЗК (Гроссгейм, 1945 : 110; Галушко, 1978 : 216).

Tribus 3. *Beteae* Moq.

3. *Beta* L.

1. *B. maritima* L. 1762. — *B. vulgaris* var. *perennis* L. 1753 — *B. vulgaris* var. *maritima* (L.) Moq. 1840. — *B. perennis* (L.) Freyn, 1877. — *B. vulgaris* subsp. *maritima* (L.) Arcang. 1882. — ЗК; ВК; ЦЗ; ВЗ. Указан для ЮЗ (Гроссгейм, 1945 : 120; Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 286).
2. *B. macrorrhiza* Stev. 1812. — ВК; ВЗ; ЮЗ.
3. *B. lomatogona* Fisch. et Mey. 1838. — ЮЗЗ; Т. Указан для ЮЗ (Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 291).
4. *B. trigyna* Waldst. et Kit. 1802. — *B. corolliflora* Zossimovicz, 1940. — СЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ВЗ (Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 291).

Tribus 4. *Chenopodieae*

4. *Chenopodium* L.

1. *Ch. ambrosioides* L. 1753. — ЗЗ; ЮЗ.
2. *Ch. botrys* L. 1753. — *Ambrina botrys* (L.) Moq. 1840. — *Neobotrydium botrys* (L.) Mold. 1946, Amer. Midl. Nat. 35 : 330. — *Chenopodium foetidum* auct. non Schrad. 1808, nec Lam. 1778: Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 903; Гроссг. 1930,

---

[1] Работа поддержана стипендией Фонда Дж. Сороса.

Фл. Кавк. 2 : 58. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗП (Галушко, 1978 : 218).

3. *Ch. chenopodioides* (L.) Aell. 1933. — *Blitum chenopodioides* L. 1771. — *Chenopodium botryoides* Smith, 1811. — ЗП; ВП; ВЗ; ЮЗ; Т.
4. *Ch. glaucum* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗЗ (Гроссгейм, 1945 : 124; Капеллер, 1947 : 146).
5. *Ch. rubrum* L. 1753. — ЮЗ. Указан для ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК (Гроссгейм, 1945 : 124; Галушко, 1978 : 219; Танфильев, Кононов, 1987 : 34); ЦЗ (Капеллер, 1947 : 146); ВЗ; Т (Гроссгейм, 1945 : 124).
6. *Ch. polyspermum* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЦК (Танфильев, Кононов, 1987 : 34); ЮЗЗ (Капеллер, 1947 : 139).
7. *Ch. murale* L. 1753. — ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЮЗЗ (Капеллер, 1947 : 141).
8. *Ch. hybridum* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ. Указан для ЮЗ (Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 245).
9. *Ch. urbicum* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
10. *Ch. album* L. aggr.
    - 10a. *Ch. album* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для всех районов Грузии (Капеллер, 1947 : 135).
    - 10b. *Ch. opulifolium* Schrad. ex Koch et Ziz, 1814. — ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ВЗ; ЮЗ. Указан для ЗП; ВП (Гроссгейм, 1945 : 126; Танфильев, Кононов, 1987 : 35).
    - 10c. *Ch. strictum* Roth, 1821. — *Ch. album* var. *striatum* Krašan, 1893. — *Ch. album* subsp. *striatum* (Krašan) J. Murr. 1904. — *Ch. striatum* (Krašan) A. Krašani, 1913. — ВП; ЦК; ВК; ЗЗ; ВЗ. Указан для всех районов Кавказа (Гроссгейм, 1945 : 126); ЦЗ (Капеллер, 1947 : 136).
11. *Ch. vulvaria* L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВП (Гроссгейм, 1945 : 128; Галушко, 1978 : 218; Танфильев, Кононов, 1987 : 34); ЗЗ: Адж. (Капеллер, 1947 : 138).
12. *Ch. sosnowskyi* Kapell. 1927. — ЗП; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗК (Танфильев, Кононов, 1987 : 34).
13. *Ch. foliosum* Aschers. 1864. — *Blitum virgatum* L. 1753, non *Chenopodium virgatum* Thunb. 1815. — *Morocarpus foliosus* Moench, 1794, nom. illeg. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Tribus 5. *Atripliceae* C. A. Mey.

5. *Spinacia* L.

1. *S. tetrandra* Stev. 1809. — *S. minor* C. Koch, 1843. — ВЗ; ЮЗ.

6. *Atriplex* L.

1. *A. sagittata* Borkh. 1793, Rhein. Mag. Erweit. Naturk. (Giessen), 1 : 477; Kirschner, 1984, Preslia, 56, 2 : 159; Медведева, 1990, Тр. III Молод. конф. бот. Л-да, 1 : 890. — *A. nitens* Schkur, 1802, Handb. 3 : 541, nom. superfl. — *A. acuminata* Waldst. et Kit. 1802-3, Pl. Rar. Hung. 2 : 107, tab. 103. — ЗП; ВП; ВК. Указан для ЗК; ЦК (Гроссгейм, 1945 : 130; Галушко, 1978 : 220); СЗЗ; ЦЗ; ВЗ (Гроссгейм, цит. соч.; Капеллер, 1947 : 151; Мусаев, 1988 : 28); ЮЗ (Гроссгейм, цит. соч.; Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 260; Гаджиев и др., 1989 : 119).
2. *A. hortensis* L. 1753. — ЦК. Указан для ЗП; ВП (Гроссгейм, 1945 : 131; Танфильев, Кононов, 1987 : 35); ВК; ЦЗ; ВЗ (Гроссгейм, цит. соч.; Капеллер, 1947 : 151; Карягин, 1952 : 201).
3. *A. aucheri* Moq. 1840. — *A. amblyostegia* Turcz. 1852. — *A. nitens* subsp. *desertorum* Iljin, 1927. — *A. desertorum* (Iljin) Sosn. ex Grossh. 1929. —

A. hortensis subsp. *desertorum* (Iljin) Aell. 1939, Bot. Jahrb. 70, 1 : 29. — ЗП; ВП; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ. Указан для СЗЗ; ЦЗ (Медведева, 1991, mss.)

4. *A. littoralis* L. 1753. — ЗП. Указан для ВП; ЗК; ЦК (Гроссгейм, 1945: карта 128; Галушко, 1978 : 220; Танфильев, Кононов, 1987 : 35); СЗЗ; ЦЗ; ЮЗ (Гроссгейм, цит. соч.; Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 267).
5. *A. patens* (Litw.) Iljin, 1927. — *A. littoralis* var. *patens* Litw. 1905. — *A. crassifolium* auct. non C. A. Mey.: Фомин и Воронов, 1911. — ЗП; ЦК. Указан для ВП; ЗК (Медведева, 1991, mss.); ВК: В.-Сул.; ВЗ (Ильин, 1936 : 88); ЮЗ (Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 268; Гаджиев и др., 1989 : 119).
6. *A. patula* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для СЗЗ (Гроссгейм, 1945 : 131).
7. *A. oblongifolia* Waldst. et Kit. 1812, Pl. Rar. Hung. 3 : 278. — ЗП; ВП; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ. Указан для ЗЗ; ЮЗЗ; ЮЗ (Медведева, 1991, mss.); Т (Карягин, 1952 : 202).
8. *A. hastata* L. 1753, s. lat. — *A. prostrata* Boucher ex DC. 1805. — *A. triangularis* Willd. 1806. — *A. latifolia* Wahlenb. 1824. — ЗП; ВП; ЦК; ВК; СЗЗ. Указан для ЗК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ (Гроссгейм, 1945 : 132; Капеллер, 1947 : 153; Карягин, 1952 : 203; Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 268; Галушко, 1978 : 220; Гаджиев и др., 1989 : 119).
9. *A. micrantha* C. A. Mey. 1829. — *A. heterosperma* Bunge, 1851. — ЗП; ВП; ВК; ЦЗ; ВЗ; Т. Указан для ЮЗ (Гроссгейм, 1945: карта 109; Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 260; Гаджиев и др., 1989 : 119).
10. *A. rosea* L. 1763. — *A. laciniata* auct. non L.: Bieb. 1819. — ВП; ЗК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗП; ЦК (Гроссгейм, 1945 : 132; Танфильев, Кононов, 1987 : 35).
11. *A. sphaeromorpha* Iljin, 1927. — ЗП; ВП; ВЗ.
12. *A. arazdajanica* Kapell. 1938, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1 : 3. — ЮЗ.
13. *A. tatarica* L. 1753. — ЗП; ВП; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗК; ЦК; ЗЗ; ЮЗЗ (Гроссгейм, 1945 : 133; Капеллер, 1947 : 156; Галушко, 1978 : 221).
14. *A. olivieri* Moq. 1840. — ЮЗ.
15. *A. cana* C. A. Mey. 1829. — ВЗ. Указан для ЗП; ВП; СЗЗ (Медведева, 1991, mss.); ЮЗ (Гаджиев и др., 1989 : 119).
16. *A. fominii* Iljin, 1938. — ВК; ВЗ. Указан для ВП (Медведева, 1991, mss.).
17. *A. verrucifera* Bieb. 1808. — *Obione verrucifera* (Bieb.) Moq. 1840. — *Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell. 1938, Verh. Naturf. Ges. Basel, 49 : 121. — ЗП; ВП; ВК; СЗЗ; ВЗ; ЮЗЗ. Указан для ЦК (Гроссгейм, 1945 : 135; Галушко, 1978 : 222; Танфильев, Кононов, 1987 : 35); ЮЗ (Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 273).
18. *A. turcomanica* (Moq.) Boiss. 1879. — *A. laciniata* var. *turcomanica* Moq. 1849. — *A. leucoclada* subsp. *turcomanica* (Moq.) Aell. 1939, Bot. Jahrb. 70, 1 : 22. — *A. leucoclada* var. *turcomanica* (Moq.) Zohary, 1966, Fl. Palaest. 1 : 147. — *A. belangeri* auct. non Moq.: Гроссг. 1930. — ВЗ; ЮЗ.
19. *A. pedunculata* L. 1753. — *Diotis atriplicoides* Bieb. 1808. — *Halimus pedunculatus* (L.) Wallr. 1822. — *Obione pedunculata* (L.) Moq. 1840. — *Halimione pedunculata* (L.) Aell. 1939, Bot. Jahrb. 70, 1 : 56. — ЗП; ВП; ВК; СЗЗ; ЗЗ; Т. Указан для ВЗ (Карягин, 1952 : 207).

7. *Krascheninnikova* Gueldenst.

1. *K. ceratoides* (L.) Gueldenst. 1772. — *Axyris ceratoides* L. 1753. — *Eurotia ceratoides* C. A. Mey. 1833. — *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn. 1970, Нов. сист. высш. раст. 1969 : 267. — ЗП; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВП (Танфильев, Кононов, 1987 : 35); ЗЗ (Гроссгейм, 1945 : 135); ЮЗЗ (Капеллер, 1947 : 158; Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 274).

8. *Ceratocarpus* L.

1. *C. arenarius* L. 1753.

   1a. *C. arenarius* subsp. *arenarius*. — ЗП; ВП; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для Т (Гроссгейм, 1945 : 136).

   1b. *C. arenarius* subsp. *utriculosus* (Bluk.) Takht. 1972, Фл. Ерев.: 91. — *C. utriculosus* Bluk. 1930. — *C. turkestanicus* Sav.-Rycz. 1936. — ЮЗ; Т. Указан для ВП; ВК; ВЗ (Гроссгейм, 1945 : 136).

9. *Axyris* L.

1. *A. caucasica* (Somm. et Levier) Lipsky, 1902. — *A. sphaerosperma* var. *caucasica* Somm. et Levier, 1894. — ЗК; ЦК; ВК.

Tribus 6. *Camphorosmeae* Moq.

10. *Camphorosma* L.

1. *C. monspeliaca* L. 1753.

   1a. *C. monspeliaca* subsp. *monspeliaca*. — *C. ruthenica* Bieb. 1819. — ЗП; ВК. Указан для ВП (Галушко, 1978 : 223; Танфильев, Кононов, 1987 : 35); ВЗ (Гроссгейм, 1945 : 138; Карягин, 1952 : 210); ЮЗЗ (Капеллер, 1947 : 160).

   1b. *C. monspeliaca* subsp. *lessingii* (Litw.) Aell. 1967, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 1 : 31. — *C. lessingii* Litw. 1905. — *C. monspeliaca* var. *ruthenica* Trautv. 1867, non *C. ruthenica* Bieb. — ЗП; ВП; ВК; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

11. *Panderia* Fisch. et Mey.

1. *P. pilosa* Fisch. et Mey. 1835. — ВК; ЮЗ; Т. Указан для ЗК (Танфильев, Кононов, 1987 : 35).

Примечание. Все образцы кавказского гербария БИН РАН (LE) из Южного Закавказья, определенные разными авторами как *P. turkestanica* Iljin, по признакам придатков околоцветника относятся к *P. pilosa*.

12. *Kochia* Roth

1. *K. prostrata* (L.) Schrad. 1809. — *Salsola prostrata* L. 1753. — ЗП; ВП; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗК (Гроссгейм, 1945 : 141); для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1978 : 224).
2. *K. laniflora* (S. G. Gmel.) Borb. 1900. — *Salsola laniflora* S. G. Gmel. 1774. — *Kochia arenaria* (Gaerth., Mey. et Schreb.) Roth, 1800. — *Salsola tenuifolia* Bieb. 1808. — ЗП; ВП; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ.
3. *K. iranica* Bornm. 1908. — *Salsola iranica* Hausskn. et Bornm. in Bornm. Exs. Pers. austro-orient. N 5072, 5074, 5074b.

   Возможно нахождение в ЮЗ.
4. *K. scoparia* (L.) Schrad. 1809. — *Chenopodium scoparium* L. 1753. — *Salsola scoparia* (L.) Bieb. 1811. — ЗП; ВП; ЦЗ; ВЗ. Указан для ВК; ЮЗ (Гроссгейм, 1945 : 142; Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 308).

13. *Bassia* All.

1. *B. hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze, 1891. — *Salsola hyssopifolia* Pall. 1771. — *Kochia hyssopifolia* (Pall.) Roth, 1802. — *Suaeda hyssopifolia* (Pall.) Pall. 1803. — *Echinopsilon hyssopifolium* (Pall.) Moq. 1840. — ВП; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЮЗЗ (Гроссгейм, 1945 : 140).
2. *B. sedoides* (Pall.) Aschers. 1867. — *Salsola sedoides* Pall. 1771. — *Echinopsilon sedoides* (Pall.) Moq. 1834. — *Salsola muricata* auct. non L.: Pall. 1796; Bieb. 1798. — ЗП; ВП; ВК; СЗЗ; ВЗ. Указан для ЦК (Танфильев, Кононов, 1987 : 36); ЦЗ (Капеллер, 1947 : 161).
3. *B. hirsuta* (L.) Aschers. 1867. — *Chenopodium hirsutum* L.1753. — *Echinopsilon hirsutum* (L.) Moq. 1834. — ЗП; ВП; ВК; СЗЗ; ВЗ.

Tribus 7. *Corispermeae* Moq.

14. *Corispermum* L.

1. *C. caucasicum* (Iljin) Iljin, 1937, Фл. Туркм. 2, 1 : 134. — *C. aralocaspicum* subsp. *caucasicum* Iljin, 1930. — *C. nitidum* var. *caucasicum* Bunge ex Iljin, 1930, quoad syn. — *C. laxiflorum* var. *caucasicum* Iljin ex Grossh. 1930, nom. nud. — *C. caucasicum* (Bunge ex Iljin) Grossh. 1945,Фл. Кавк. 2-е изд. 3 : 142, comb. superfl. — ВП; ВК; СЗЗ; ВЗ; ЮЗ. Указан для Т (Исаев, 1952 : 215).
2. *C. nitidum* Kit. 1814. — ВП; ВК.
3. *C. orientale* Lam. 1786. — ЗП; ВП; ВК; ВЗ; Т.

15. *Anthochlamys* Fenzl

1. *A. polygaloides* (Fisch. et Mey.) Fenzl, 1837. — *Corispermum polygaloides* Fisch. et Mey. 1835. — Т.

16. *Agriophyllum* Bieb. ex C. A. Mey.

1. *A. squarrosum* (L.) Moq. 1849. — *Corispermum squarrosum* L. 1753. — *Agriophyllum arenarium* [Bieb. 1819, nom provis.] C. A. Mey. 1831. — *Corispermum pungens* Vahl, 1805. — *Agriophyllum pungens* (Vahl) Link ex A. Dietr. 1831. — ВП; ВК; ВЗ; Т.
2. *A. lateriflorum* (Lam.) Moq. 1849. — *Eryngium lateriflorum* Lam. 1797. — *Agriophyllum tournefortii* Fisch. ex Trautv. 1867. — ВЗ; ЮЗ. Указан для ВК (Исаев, 1952).

Tribus 8. *Salicornieae* Dum.

17. *Kalidium* Moq.

1. *K. foliatum* (Pall.) Moq. 1849. — *Salicornia foliata* Pall. 1771. — ВП; ВК. Указан для ВЗ; ЮЗ (Мусаев, 1988).
2. *K. caspicum* (L.) Ung.-Sternb. 1876. — *Salicornia caspica* L. 1753. — *S. pallasii* C. A. Mey. 1838. — ВК; ВЗ; ЮЗ. Указан для ВП (Гроссгейм, 1945 : 144; Галушко, 1978 : 225).

18. *Halopeplis* Bunge ex Ung.-Sternb.

1. *H. pygmaea* (Pall.) Bunge ex Ung.-Sternb. 1866. — *Salicornia pygmaea* Pall. 1803. — Указан для ВП (Pallas, 1803).

19. *Halostachys* C. A. Mey.

1. *H. caspica* (Bieb.) C. A. Mey. 1838. — *Halocnemum caspicum* Bieb. 1819. — *Salicornia caspica* Pall. 1771, non L. 1753. — *Arthrocnemum belangerianum* Moq. 1840. — *Halostachys belangeriana* (Moq.) Botsch. 1954, Бот. матер. (Ленинград), 16 : 84. — ВП; ВК; ВЗ; ЮЗ. Указан для ЗП (Гроссгейм, 1945 : 145; Галушко, 1978 : 226); ЦЗ (Гроссгейм, цит. соч.).

20. *Halocnemum* Bieb.

1. *H. strobilaceum* (Pall.) Bieb. 1819. — *Salicornia strobilacea* Pall. 1771. — ЗП; ВП; ВК; СЗЗ; ВЗ; ЮЗ. Указан для ЦК (Галушко, 1978 : 226; Танфильев, Кононов, 1987 : 36); ЦЗ (Гроссгейм, 1945 : 146).

21. *Salicornia* L.

1. *S. europaea* L. 1753. — *S. herbacea* (L.) L. 1762. — *S. prostrata* Pall. 1803. — ЗП; ВП; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЦК (Танфильев, Кононов, 1987 : 35).

22. *Microcnemum* Ung.-Sternb.

1. *M. coralloides* (Loscos et Pardo) Font Quer, 1925. — *Arthrocnemum coralloides* Loscos et Pardo, 1863.

1a. M. *coralloides* subsp. *anatolicum* Wagenitz, 1959, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 72, 3 : 153. — ЮЗ (Бочанцев, Барсегян, 1972).

Subfam. 2. *Salsoloideae* (*Spirolobeae* C. A. Mey.)

Tribus 9. *Suaedeae* Moq.

23. *Suaeda* Forsk. ex Scop.

1. *S. microphylla* Pall. 1803. — *Chenopodium crassifolium* Bieb. 1819. — *Schoberia micropylla* (Pall.) C. A. Mey. 1831. — ВП; ВК; ВЗ; ЮЗ. Указан для ЗП (Гроссгейм, 1945 : 148).
2. *S. altissima* (L.) Pall. 1803. — *Chenopodium altissimum* L. 1753. — *Schoberia altissima* (L.) C. A. Mey. 1829. — *Schanginia altissima* (L.) C. A. Mey. 1831. — *Suaeda heterocarpa* Fenzl, 1851. — ЗП; ВП; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЦК (Гроссгейм, 1945 : 149; Танфильев, Кононов, 1987 : 36); ЗЗ (Капеллер, 1947 : 205); Т (Гроссгейм, цит. соч.).
3. *S. dendroides* (C. A. Mey.) Moq. 1840. — *Schoberia dendroides* C. A. Mey. 1831. — *Salsola fruticosa* Bieb. 1800, non L. 1753. — *Chenopodium fruticosum* Bieb. 1819. — ЗП; ВП; ВК; ВЗ; ЮЗ.
4. *S. confusa* Iljin, 1930. — *S. setigera* auct. non Moq.: Boiss. 1879. — *S. splendens* auct. non Gr. et Godr.: Гроссг. 1930. — ЗП; ВП; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЦК (Танфильев, Кононов, 1987 : 36).
5. *S. physophora* Pall. 1803. — *Schoberia physophora* (Pall.) C. A. Mey. 1829. — ВК.
6. *S. salsa* (L.) Pall. 1803. — *Chenopodium salsum* L. 1753. — *Schoberia salsa* (L.) C. A. Mey. 1831—1833. — *Suaeda maritima* subsp. *salsa* (L.) Soó, 1951, in Soó et Javorska, Magyar Növ. Kéz. 2 : 785. — ЗП; ВП; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЦК (Галушко, 1978 : 227).
7. *S. crassifolia* Pall. 1803. — *S. drepanophylla* Litw. 1908. — *S. salsa* auct. non (L.) Pall. : Ильин, 1936. — Указан для прикаспийских районов Кавказа (Грубов, 1966 : 73).
8. *S. prostrata* Pall. 1803. — *Schoberia maritima* C. A. Mey. 1829. — *Suaeda maritima* auct. non (L.) Dum.: Boiss. 1879; Гроссг. 1930. — ЗП; ВП; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗК (Гроссгейм, 1945 : 150).
9. *S. heterophylla* (Kar. et Kir.) Bunge, 1880. — *Schoberia heterophylla* Kar. et Kir. 1841. — *Suaeda corniculata* auct. non C. A. Mey.: Гроссг. 1930. — ЗП. Указан для ВЗ (Ильин, 1936 : 197; Капеллер, 1947 : 172); ЮЗ: Ерев. (Гроссгейм, 1945 : 150; Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956 : 330).

24. *Bienertia* Bunge ex Boiss.

1. *B. cycloptera* Bunge ex Boiss. 1879; Bunge ex Trautv. 1867, quoad syn. — *Schoberia baccifera* C. A. Mey. 1838, non *Suaeda baccifera* Pall. — *Schanginia baccifera* Fenzl, 1851, p. p., non *Suaeda baccifera* Pall. — *Schoberia cycloptera* Bunge ex Trautv. 1867, nom. invalid. — ВК; ВЗ; ЮЗ.

Tribus 10. *Salsoleae* C. A. Mey.

Subtrib. 1. *Sodinae* Moq.

25. *Salsola* L.

1. *S. australis* R. Br. 1810. — *S. tragus* subsp. *iberica* Sennen et Pau, 1908. — *S. pestifer* Nels. 1909. — *S. ruthenica* Iljin, 1934. — *S. kali* subsp. *ruthenica* (Iljin) Soó, 1951. — *S. kali* auct. non L.: Bieb. 1808; Гроссг. 1930. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

2. *S. tragus* L. 1753. — *S. kali* var. *tragus* (L.) Moq. 1849. — *S. kali* subsp. *tragus* (L.) Nym. 1881. — ЗП; ВП; ЗЗ; Т. Указан для СЗЗ; ВЗ (Гроссгейм, 1945 : 154).
3. *S. paulsenii* Litw. 1905. — ? *S. pellucida* Litw. 1922. — *S. tamamschjanae* Iljin, 1937, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 3 : 161. — ВП; ВК; ВЗ; ЮЗ.
4. *S. praecox* Litw. 1902. — Указан для Т (Ильин, 1936 : 216; Гроссгейм, 1945 : 154).
5. *S. soda* L. 1753. — ЗП; ВП; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.
6. *S. tamariscina* Pall. 1776. — *Caroxylon tamariscinum* (Pall.) Moq. 1849. — ЗП; ВП; ВК; ЦЗ.
7. *S. crassa* Bieb. 1806. — *Climacoptera crassa* (Bieb.) Botsch. 1956, Сб. раб., посв. В. Н. Сукачеву: 112. — *S. lanata* auct. non Pall.: Липский, 1902; Фомин и Воронов, 1911. — ВР; ВК; ВЗ; ЮЗ. Указан для ЦЗ (Капеллер, 1947 : 176).
8. *S. brachiata* Pall. 1803. — *Climacoptera brachiata* Botsch. 1956, Сб. раб., посв. В. Н. Сукачеву: 114. — ЗП; ВП. Указан для ВЗ (Мусаев, 1988 : 20).
9. *S. glauca* Bieb. 1798; id. 1800. — *Caroxylon glaucum* (Bieb.) Moq. 1849. — *Salsola arbuscula* var. *angustifolia* Boiss. 1879. — *Aellenia glauca* (Bieb.) Aell. 1950, Verh. Naturf. Ges. Basel, 61 : 180. — *Halothamnus glaucus* (Bieb.) Botsch. 1981, Нов. сист. высш. раст. 18 : 157. — *Salsola subaphylla* auct. non C. A. Mey.: Гроссг. 1930. — ВК; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВП (Галушко, 1987 : 229).
10. *S. orientalis* S. G. Gmel. 1784. — *S. rigida* Pall. 1803. — *Caroxylon orientale* (S. G. Gmel.) Tzvel. 1993, Укр. бот. журн. 50, 1 : 83. — ВК; ЮЗ. Указан для ВЗ (Гроссгейм, 1945 : 157; Исаев, 1952 : 238).
11. *S. laricina* Pall. 1803. — *S. vermiculata* var. *laricina* (Pall.) Moq. 1840. — *Caroxylon laricinum* (Pall.) Tzvel. 1993, Укр. бот. журн. 50, 1 : 83. — ЗП; ВП; ВК.
12. *S. nitraria* Pall. 1803. — *S. spissa* Bieb. 1806. — *S. macera* Litw. 1913; id. 1922. — *Nitrosalsola nitraria* (Pall.) Tzvel. 1993, Укр. бот. журн. 50, 1 : 82. — ВП; ВК; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
13. *S. incanescens* C. A. Mey. 1831. — ВП; ВЗ; ЮЗ. Указан для ВК (Гроссгейм, 1945 : 158; Галушко, 1978 : 227).
14. *S. dendroides* Pall. 1803. — *S. verrucosa* Bieb. 1808. — *S. georgica* Bunge ex Fenzl, 1851. — *Caroxylon dendroides* (Pall.) Tzvel. 1993, Укр. бот. журн. 50, 1 : 83. — ЗП; ВП; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ.
15. *S. ericoides* Bieb. 1808. — ВК; ВЗ; ЮЗ. Указан для ВП (Галушко, 1978 : 229); ЦЗ (Капеллер, 1947 : 178).
    15a. *S. ericoides* var. *sulphurea* (Iljin) Grossh. 1945, Фл. Кавк. 3 : 159. — *S. ericoides* subsp. *sulphurea* Iljin, 1938, Бот. матер. (Ленинград), 7, 10 : 212. — ЮЗ: Нах.

16. *S. camphorosma* Iljin, 1945, в: Гроссг. Фл. Кавк. 2-е изд. 3 : 159. — *S. camphorosmoides* Iljin, 1938, Бот. матер. (Ленинград), 7, 10 : 206, non Desf. 1789. — ЮЗ.
17. *S. gemmascens* Pall. 1803. — *Caroxylon gemmascens* (Pall.) Tzvel. 1993, Укр. бот. журн. 50, 1 : 83.
    17a. *S. gemmascens* subsp. *nodulosa* (Moq.) Botsch. 1970, Нов. сист. высш. раст. (1969), 6 : 50. — *Caroxylon nodulosum* Moq. 1849. — *Salsola nodulosa* (Moq.) Iljin, 1930. — ВК; ВЗ; ЮЗ. Указан для ЦЗ (Капеллер, 1947 : 179).

18. *S. cana* C. Koch, 1849. — *S. futilis* Iljin, 1938, Бот. матер. (Ленинград), 7, 10 : 210. — *Noaea cana* (C. Koch) Fomin in Sched. ad Fl. Cauc. Exs. N 205; Фомин и Воронов, 1911; Гроссг. 1930. — *Salsola canescens* auct. non (Moq.) Boiss.: Aell. 1967, Fl. Turk. 2 : 334. — ЮЗ.
19. *S. tomentosa* (Moq.) Spach, 1843; Бочанцев, 1968, Бот. журн. 53, 10 : 1445. — *Halimocnemis tomentosa* Moq. 1839. — *S. takhtadshjanii* Iljin, 1936, descr.

ross.; 1937, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 3 : 160. — *S. stellulata* Korov. 1936. — *S. flavovirens* Iljin, 1938, Бот. матер. (Ленинград), 1937, 7, 10 : 207. — ЮЗ.

20. *S. daghestanica* (Bunge) Turcz. 1884. — *Noaea daghestanica* Turcz. ex Bunge, 1862. — ВК.
21. *S. foliosa* (L.) Schrad. 1820. — *Anabasis foliosa* L. 1753. — *Salsola clavifolia* Pall. 1773. — *Caspia foliosa* (L.) Galuschko, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 230, descr. invalid. — *Neocaspia foliosa* (L.) Tzvel. 1993, Укр. бот. журн. 50, 1 : 83. — ЗП; ВП.

26. *Seidlitzia* Bunge ex Boiss.

1. *S. florida* (Bieb.) Bunge ex Boiss. 1879. — *Anabasis florida* Bieb. 1808. — *A. cinerea* Moq. 1849. — *Haloxylon floridum* (Bieb.) Fenzl, 1851. — ВЗ; ЮЗ.

Subtrib. 2. *Anabasinae* Moq.

27. *Noaea* Moq.

1. *N. mucronata* (Forsk.) Aschers. et Schweinf. 1887. — *Salsola mucronata* Forsk. 1775. — *Anabasis spinosissima* L. f. 1781. — *A. echinus* Bieb. 1800. — *Salsola spinifera* Pall. 1803. — *Halogeton spinosissimus* (L.) C. A. Mey. 1831. — *Noaea spinosissima* (L.) Moq. 1849. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
2. *N. tournefortii* (Jaub. et Spach) Moq. 1849. — *Anabasis tournefortii* Jaub. et Spach, 1844—1846. — *Noaea leptoclada* (Woron.) Iljin, 1936. — *N. mucronata* subsp. *tournefortii* (Jaub. et Spach) Aell. 1953, Mitt. Basler Bot. Ges. 11 : 13. — ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ВЗ (Капеллер, 1947 : 181).
3. *M. minuta* Boiss. et Bal. 1859. — ЮЗ.

28. *Girgensohnia* Bunge

1. *G. oppositiflora* (Pall.) Fenzl, 1851. — *Salsola oppositiflora* Pall. 1773. — *Anabasis oppositiflora* (Pall.) Bieb. 1806. — *Halogeton oppositiflorus* (Pall.) C. A. Mey. 1829. — ЮЗ.

29. *Ofaiston* Rafin.

1. *O. monandrum* (Pall.) Moq. 1849. — *Salsola monandra* Pall. 1776. — *S. dichotoma* Pall. 1776. — *Halogeton monandrus* (Pall.) C. A. Mey. 1829. — ВП: В. Ставр.

30. *Anabasis* L.

1. *A. eugeniae* Iljin, 1938, Бот. матер. (Ленинград), 7, 10 : 215. — ЮЗ.
2. *A. salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens, 1893. — *Brachylepis salsa* C. A. Mey. 1829. — ВЗ.
3. *A. brachiata* Fisch. et Mey. ex Kar. et Kir. 1842. — ВЗ.
4. *A. aphylla* L. 1753. — ВП; ВК; ВЗ; ЮЗ. Указан для ЗП (Танфильев, Кононов, 1987 : 37).

Примечание. Из Закавказья описаны 3 разновидности этого вида: *A. aphylla* var. *australis* (Iljin) Grossh. 1945, Фл. Кавк. 3 : 164 (*A. aphylla* subsp. *australis* Iljin, 1938) из района Нахичевани (ЮЗ) и *A. aphylla* var. *rubra* (Iljin) Grossh. 1945, цит. соч.: 214 (*A. aphylla* subsp. *rubra* Iljin, 1938) из района между Баку и Шемахой (ВЗ: Ширв.). Отношение их к типовой разновидности и устойчивость признаков из-за недостатка материала нами не установлены.

31. *Petrosimonia* Bunge

1. *P. triandra* (Pall.) Simonk. 1866. — *Polycnemum triandrum* Pall. 1771. — *Anabasis triandra* (Pall.) Bieb. 1800. — *Polycnemum volvox* Pall. 1803. — *Petrosimonia volvox* (Pall). Bunge, 1862. — ЗП; ВП; ВК; ЦЗ; ВЗ. Указан для ЦК (Галушко, 1978 : 230; Танфильев, Кононов, 1987 : 37).

2. *P. oppositifolia* (Pall.) Litw. 1911. — *Polycnemum oppositifolium* Pall. 1771. — *Anabasis oppositifolia* Bieb. 1800. — *Polycnemum crassifolium* Pall. 1803. — *Petrosimonia crassifolia* (Pall.) Bunge, 1862. — ЗП; ВП; ВК; ЦЗ; ВЗ. Указан для ЦК (Гроссгейм, 1945 : 166; Танфильев, Кононов, 1987 : 37).

3. *P. glaucescens* (Bunge) Iljin, 1930. — *P. crassifolia* var. *glaucescens* Bunge, 1862. — *Polycnemum glaucum* Pall. 1803, p. p., excl. lectotypo. — ЗП; ВП; ВЗ. Указан для ВК (Гроссгейм, 1945 : 167); ЦЗ (Капеллер, 1947 : 183).

4. *P. glauca* (Pall.) Bunge, 1862. — *Polycnemum glaucum* Pall. 1803. — *Petrosimonia squarrosa* auct. non (Schrenk) Bunge: Гроссг. 1930. — ЦЗ; ЮЗ.

5. *P. brachiata* (Pall.) Bunge, 1862. — *Polycnemum brachiatum* Pall. 1803. — ВП; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗП (Галушко, 1978 : 230); ЦК (Танфильев, Кононов, 1987 : 37).

32. *Halanthium* C. Koch

1. *H. rarifolium* C. Koch, 1843. — *H. aucheri* Moq. 1849. — *Halimocnemis belangeri* Moq. 1849. — *Halanthium robustum, lanatum, lilacinum, belangeri* Bunge, 1862, quoad syn. *H. rarifolium* C. Koch. — ВК; ВЗ; ЮЗ.

2. *H. kulpianum* (C. Koch) Bunge, 1862. — *Halimocnemis kulpiana* C. Koch, 1843. — ВЗ; ЮЗ. Указан для ВК (Гроссгейм, 1945 : 169; Исаев, 1952 : 259).

33. *Halimocnemis* C. A. Mey.

1. *H. sclerosperma* (Pall.) C. A. Mey. 1829. — *Polycnemum sclerospermum* Pall. 1776. — Указан для ВЗ (Ильин, 1936 : 332); ЮЗ (Гроссгейм, 1945 : 168).

34. *Gamanthus* Bunge

1. *G. pilosus* (Pall.) Bunge, 1862. — *Salsola pilosa* Pall. 1773 (nom. nud.), 1803. — *Polycnemum malacophyllum* Bieb. 1806. — *Halimocnemis malacophylla* C. A. Mey. 1829. — *Halanthium pilosum* (Pall.) Benth. ex Volkens, 1893; Фомин и Воронов, 1911; Бочанц. 1959, Бот матер. (Ленинград), 19 : 100. — ВК; ЦЗ; ВЗ. Указан для ЮЗЗ (Капеллер, 1947 : 185); Т (Исаев, 1952 : 260).

35. *Halotis* Bunge

1. *H. pilosa* (Moq.) Iljin, 1936. — *Halimocnemis pilosa* Moq. 1840. — ЮЗ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцев В. П. Критические заметки о *Chenopodiacae*. III // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР (Ленинград). 1959. Т. 19. С. 96—101.

Бочанцев В. П. Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 989—1001.

Бочанцев В. П., Барсегян А. М. *Microcnemum* Ung.-Sternb. — новый род флоры СССР // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 5. С. 504.

Гаджиев В. Д., Ибрагимов А. Ш. Мовсумова Ф. К. Новые виды *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) для Нахичеванской АССР // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 118—119.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Т. 1. Ростов-на-Дону, 1978. 320 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 2. 1-е изд. Тифлис—Эривань, 1930. 438 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 3. 2-е изд. Баку, 1945. 321 с.

Грубов В. И. Сем. *Chenopodiaceae* Vent. // Растения Центральной Азии по материалам Ботанического института им. В. Л. Комарова. Вып. 2. Л., 1966. 135 с.

Ильин М. М. Сем. Маревые — *Chenopodiaceae* Less. // Флора СССР. М.—Л., 1936. Т. 6. С. 2—354.

Ильин М. М. Новые виды сем. *Chenopodiaceae* из Нахичевани // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР (Ленинград). 1938 (1937). Т. 7. Вып. 10. С. 203—218.

Исаев Я. М. *Chenopodiaceae* Less. (роды *Camphorosma* L., *Panderia* F. et M., *Echinopsilon* Moq., *Kochia* Roth., *Corispermum* L., *Agriophyllum* M. B., *Anthochlamys* Fenzl, *Kalidium* Moq., *Halostachys* C. A. Mey., *Halocnemum* M. B., *Salicornia* L., *Suaeda* Forssk., *Bienertia* Bge., *Salsola* L., *Noaea* Moq., *Seidlitzia* Bge., *Girgensohnia* Bge., *Anabasis* L., *Petrosimonia* Bge., *Halanthium* C. Koch., *Gamanthus* Bge.) // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 3. С. 210—260.

Капеллер О. *Chenopodiaceae* Less. // Флора Грузии. Тбилиси, 1947. Т. 3. С. 125—185.

Карягин И. И. *Chenopodiaceae* Less. (роды *Polycnemum* L., *Hablitzia* M. B., *Chenopodium* L., *Atriplex* L., *Halimione* Aell., *Eurotia* Adans., *Ceratocarpus* L., *Axyris* L., *Halimocnemis* C. A. M., *Halotis* Bge.) // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 3. С. 184—185, 190—209, 257—258.

Медведева Н. А. Род Лебеда (*Atriplex* L., s. l.) во флоре европейской части СССР и Кавказа: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1991. 131 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Меницкий Ю. Л. Конспект видов сем. *Apiaceae* (*Umbelliferae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 12. С. 1749—1764.

Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Lamiaceae* (*Labiatae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 63—78.

Михеев А. Д. Конспект видов сем. *Rubiaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 76. № 10. С. 68—74.

Мусаев С. Г. Семейство маревых во флоре Азербайджана. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1988. № 1149-В88. 30 с.

Очиаури Д. А. Конспект флоры Пирикити Хевсурети. Тбилиси, 1981. 120 с.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Тахтаджян А. Л., Мулкиджанян Я. И. Сем. *Chenopodiaceae* — Маревые // Флора Армении. Ереван, 1956. Т. 2. С. 222—393.

Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Л., 1972. 394 с.

Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., 1973. 668 с.

Aellen P. *Chenopodiaceae* // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1967. Vol. 2. P. 294—339.

Leonard J. *Salsolaceae* // Contribution a l'etude de la flore et de la végétation des deserts d'Iran (Dasht-e-Kavir, Dasht-e-Lut, Jaz Murian). 1987. Fasc. 7. Dicotyledons. P. 1—25.

Pallas P. S. Illustrationes plantarum umperfecte vel nondum cognitarum cum centuria iconum. Lipsiae, 1803. 68 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 I 1994

УДК 582.998

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 5

О. В. Чернева

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *JURINEA* (*ASTERACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

O. V. TSCHERNEVA. THE SYNOPSIS OF *JURINEA* (*ASTERACEAE*) OF CAUCASIAN FLORA

Приведены основные результаты критического изучения видов рода *Jurinea*, произрастающих на Кавказе. Обнаружен новый для Кавказа вид — *J. consanguinea*, внесена ясность в понимание некоторых критических видов (*J. blanda, J. armeniaca, J. levieri* и др.). Уточнены объем и ареалы многих видов, их секционная принадлежность.

Далее приведен перечень видов с указанием первоисточников и наиболее важных синонимов, типа и комментариев. Географическое распространение дано по основным ботанико-географическим районам Кавказа в соответствии с районированием, разработанным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1986, 1991).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *JURINEA* CASS.

1. Семянки голые, гладкие, продольно-штриховатые или с отдельными зубчиками только под коронкой и по ребрам . . . . 4.
+ Семянки по граням и ребрам с ясно выраженной скульптурой, острошероховатые по всей поверхности, с зубчиками, направленными вверх, часто железистые . . . . 2.
2. Стебли простые или с одиночными ветвями . . . . 3.
+ Стебли от основания или чаще от середины ветвистые . . . . 32. *J. consanguinea.*
3. Корзинки серовато-войлочные, наружные и средние листочки обертки плотно прижатые, остроконечия их головатые, вверх торчащие, короткозаостренные; листья сверху зеленые, рассеянно-волосистые, с тонкими многоклеточными уплощенными волосками . . . . 30. *J. arachnoidea.*
+ Корзинки паутинистые, обычно зеленовато-пурпурные; наружные и средние листочки обертки длиннозаостренные, с отогнутыми наружу остроконечиями; листья сверху серо-зеленые, покрыты тонкими длинными и короткими курчавыми волосками . . . . 31. *J. blanda.*
4. Корзинки с цилиндрическими или бокаловидными, 3—6 мм шир. (при плодах до 10 мм шир.), обертками, многочисленные, собраны в простой или сложный щиток . . . . 5.
+ Корзинки с чашевидными, полушаровидными, бокаловидными или ширококоническими, 10—40 мм шир., обертками, обычно одиночные на концах цветоносов, реже в числе 5—10 (20) и тогда собраны в рыхлую метелку . . . . 7.
5. Прикорневые и нижние стеблевые листья перисторассеченные . . . . 24. *J. pulchella.*
+ Все листья цельные и цельнокрайные . . . . 6.
6. Корзинки около 20 мм дл. и 6—7 мм шир. (при плодах до 10 мм шир.), собранные в простой щиток, беловато-паутинистые; семянки 7—7.5 мм дл.; стеблевые листья узколинейные, сидячие, не низбегающие . . . . 23. *J. stoechadifolia.*
+ Корзинки около 15 мм дл. и 3.5 мм шир. (при плодах до 5 мм шир.), собранные в сложный щиток, голые или очень рыхлопаутинистые, светлозеленые или чаще пурпуровоокрашенные; семянки 3.3—5 мм дл.; стеблевые листья линейно-ланцетные или узкопродолговато-яйцевидные, стеблеобъемлющие, коротконизбегающие . . . . 22. *J. multiflora.*
7. Стебли стрелковидные, с 1—2 редуцированными стеблевыми листьями или растения почти бесстебельные . . . . 8.
+ Стебли развиты нормально, простые или ветвистые, по всей длине обычно облиственные . . . . 25.
8. Листья сверху шероховатые от коротких волосков-сосочков или многоклеточных членистых волосков . . . . 9.
+ Листья сверху голые или паутинистые, без сосочков или многоклеточных членистых волосков . . . . 13.
9. Листья прикорневой розетки все одинаковые, цельные и цельнокрайные . . . . 4. *J. woronowii.*
+ Листья прикорневой розетки все одинаковые, перистораздельные или перисторассеченные, или смешанные: наружные — цельные и цельнокрайные, внутренние — перистораздельные . . . . 10.
10. Листья прикорневой розетки смешанные: наружные — цельные и цельнокрайные, внутренние — перистораздельные . . . . 11.
+ Листья прикорневой розетки все одинаковые, перистораздельные или перисторассеченные . . . . 12.
11. Листья с обеих сторон зеленые . . . . 5. *J. iljinii.*

+ Листья снизу беловойлочные . . . . 6. *J. pseudoiljinii.*

12. Листья перистораздельные, с яйцевидными туповатыми долями . . . . 7. *J. sosnovskyi.*

+ Листья перисторассеченные, с продолговато-линейными сегментами . . . . 8. *J. venusta.*

13. Семянки гладкие . . . . 14.

+ Семянки под коронкой и на ребрах в верхней половине обычно с сосочковидными, вверх направленными немногочисленными зубчиками . . 24.

14. Листья прикорневой розетки все одинаковые . . . . 15.

+ Листья прикорневой розетки смешанные: цельные и перистораздельные, перисторассеченные или струговидные . . . . 23.

15. Листья прикорневой розетки узколанцетные или линейные, цельные и цельнокрайные . . . . 9. *J. pumila.*

+ Листья прикорневой розетки перистонадрезанные, лировидные, перисторассеченные, если цельные и цельнокрайные, то обратнояйцевидные или продолговато-обратнояйцевидные . . . . 16.

16. Листья прикорневой розетки лировидные или цельные и тогда обратнояйцевидные или продолговато-обратнояйцевидные . . . . 17.

+ Листья прикорневой розетки только перистонадрезанные или перисторассеченные . . . . 18.

17. Листья сверху голые; щетинки хохолка снежно-белые, 12—15 мм дл. . . . . 13. *J. annae.*

+ Листья сверху тонкопаутинистые; щетинки хохолка рыжеватые, 2—2.5 мм дл. . . . . 10. *J. bellidioides.*

18. Листья прикорневой розетки перисторассеченные или дважды перисторассеченные, с боковыми сегментами по краю коротколопастными или зубчатыми, сверху голые, блестящие . . . . 19.

+ Листья прикорневой розетки перисторассеченные, с цельнокрайными боковыми сегментами, сверху паутинистые . . . . 21.

19. Щетинки хохолка 8—15 мм дл. . . . . 20.

+ Щетинки хохолка 4—5 мм дл. . . . . 19. *J. brachypappa.*

20. Листья снизу тонкосеровойлочные . . . . 15. *J. akinfievii.*

+ Листья снизу снежно-беловойлочные . . . . 18. *J. galushkoi.*

21. Стебли короче листьев, реже равны им, или стебли отсутствуют, и тогда растение бесстебельное . . . . 14. *J. filicifolia.*

+ Стебли по длине больше листьев в 1.5—3 раза, (5) 15—25 (30) см дл. . . . . 22.

22. Стебли 15—25 (30) см дл., беловойлочные в верхней половине; листья сверху серо-зеленые, густопаутинистые, снизу беловойлочные; семянки 4—4.5 (5) мм дл. . . . . 17. *J. levieri.*

+ Стебли 5—15 см дл., тонкопаутинистые по всей длине; листья сверху зеленые, очень тонкопаутинистые, снизу серые, очень тонковойлочные; семянки 3 мм дл. . . . . 16. *J. coronopifolia.*

23. Цельные листья узколанцетные, 8—9 мм шир., верхняя доля перисторассеченных листьев незначительно отличается от боковых долей; щетинки хохолка дымчатые, часто с пурпуровоокрашенными верхушками бородок; семянки 3 (4) мм дл., обычно бурые . . . . 11. *J. dolomitica.*

+ Цельные листья продолговато-ланцетные или продолговато-яйцевидные, более широкие, 10—20 мм шир., верхняя доля перистонадрезанных, иногда струговидных листьев почти яйцевидная или широколанцетная, 20—30 мм шир., значительно крупнее боковых долей; щетинки хохолка дымчатые, но без окрашенных верхушек бородок; семянки 4—4.5 мм дл., обычно беловатые . . . . 12. *J. prokhanovii.*

24. Семянки 4—5 мм дл.; самые длинные щетинки хохолка 10—13 мм дл., дымчатые . . . . 21. *J. cartaliniana.*

+ Семянки 2.5—3 мм дл.; самые длинные щетинки хохолка 6—8 мм дл., белые . . . . 20. *J. praetermissa.*

25. Каудекс многоглавый, ветви его одревесневшие, с жесткими остатками черешков старых листьев и густым клочковато-войлочным опушением в их пазухах; стебли прутьевидные; корзинки с ширококоническими или бокаловидными обертками . . . . 26.

+ Каудекс многоглавый или одноглавый, ветви его не одревесневающие, с пленчатыми остатками черешков старых листьев и без войлочного опушения в их пазухах; стебли травянистые, у основания утолщенные; корзинки с чашевидными или полушаровидными обертками . . . . 27.

26. Прикорневые и нижние стеблевые листья цельные, цельнокрайные или расставленно выемчато-зубчатые, с треугольными укороченными зубцами; корзинки с коническими обертками; листочки обертки в 5 рядах, наружные и средние по спинке голые, длинноколючезаостренные в отогнутые, 3—4 мм дл., остроконечия, с внутренней стороны обычно паутинистоопушенные, по длине равные прижатой, по краю обычно пленчатоотороченной части . . . . 26. *J. armeniaca.*

+ Прикорневые и нижние стеблевые листья перисторассеченные или перистораздельные, с линейными удлиненными сегментами или долями; корзинки с бокальчатыми обертками; листочки обертки в 7 рядах, наружные и средние по спинке густо очень короткоприжатоопушенные, короткозаостренные в отклоненные зеленоватые короткие, 1—2 мм дл., остроконечия . . . . 25. *J. elegans.*

27. Прикорневые и нижние стеблевые листья перисторассеченные, дважды перисторассеченные, реже цельные; семянки гладкие, одноцветные, 4—6 мм дл. . . . . 28.

+ Прикорневые и нижние стеблевые листья лировидные, семянки с отдельными зубчиками под коронкой и по ребрам, бурые, с белохрящеватыми ребрами, 3—4 мм дл. 30.

28. Стебли узкокрылатые; средние и верхние стеблевые листья низбегающие . . . . 3. *J. ciscaucasica.*

+ Стебли бескрылые; все стеблевые листья сидячие, не низбегающие . . 29.

29. Наружные и средние листочки обертки рыхлорасположенные, оттопыренные, удлиненно-заостренные, их остроконечия спутанно вверх торчащие, иногда слегка отклоненные наружу; листья сверху гладкие или слегка туповато-шероховатые от рассеянных мелких туповатых бугорков . . . . 1. *J. cyanoides.*

+ Наружные и средние листочки обертки плотно прижатые, длиннозаостренные, резко вниз отогнуты только остроконечия, равные половине длины листочка обертки; листья сверху острошероховатые от густо расположенных хрящеватых сосочков . . . . 2. *J. ewersmannii.*

30. Стебли ширококрылатые . . . . 27. *J. alata.*

+ Стебли бескрылые . . . . 31.

31. Стебли простые или в верхней половине незначительно коротковетвистые; корзинки 25—40 мм в диам.; листочки обертки наружные и средние ланцетные, постепенно колючезаостренные, с отклоненными наружу остроконечиями, 15—20 мм дл. . . . . 28. *J. spectabilis.*

+ Стебли чаще в верхней половине ветвистые, с удлиненными одноголовыми ветвями; корзинки 15—20 мм в диам.; листочки обертки все линейные, в отогнутой части травянистые, 3—6 мм дл., обычно спутанно наружу отклоненные, почти неколючие . . . . 29. *J. ruprechtii.*

Секция 1. *Cyanoides* (Korsh. ex Sosn.) Iljin

1. *J. cyanoides* (L.) Reichenb. 1831, Fl. Germ. Excurs.: 290. — *Carduus cyanoides* L. 1753, Sp. Pl.: 822, s. str., quoad var. monoclonos.

Описан, вероятно, по материалам из средней части бассейна р. Дон. Лектотип: «Tataria» (Herb. Linn. N 966-13, photo!).

В борах и песчаных степях, на лесных опушках и степных склонах, песчаных буграх, иногда вдоль дорог.

Указан для ЗП (Галушко, 1980; Танфильев, Кононов, 1987 : 107).

Центр. и Вост. Европа; Сев. Азия.

Примечание. При описании этого вида имеется ссылка на работу И. Г. Гмелина (Gmel. 1749, Fl. Sib. 2 : 42, tab. 15). Гмелин в ней ссылается на несохранившуюся рукопись Т. Гербера «Флора Дона — Fl. Tanaiensis», из которой он для *Carduus cyanoides* var. *monoclonos* цитирует местонахождения: «Taurovenses et Bielogrodenses». Указание А. И. Галушко (1980 : 210) на нахождение вида в Каранагайском районе ошибочно, так как основано на неправильно определенных экземплярах.

2. *J. ewersmannii* Bunge, 1841, Flora (Regensb.), 24, 1 : 155. — *J. cyanoides* auct. non Reichenb.: Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавказа, 3 : 210, p.p.

Описан по материалам с нижней Волги. Тип: «ad Wolgam inferiorem ad montem Bogdo, Bunge» (LE!).

На сухих склонах холмов, балок, на гранитных и меловых обнажениях, солончаках, в песчаных степях.

ВП: Тер.-Кум. Указан для ВП: В Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 107).

Вост. Европа; Сев. и Ср. (сев.) Азия.

3. *J. ciscaucasica* (Sosn.) Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 561. — *J. polyclonos* subsp. *ciscaucasica* Sosn., 1920, Вестн. Тифл. бот. сада, 49 : 36. — *J. polyclonos* auct. non DC.: Танфильев, Кононов: 1987, Кат. дикораст. раст. Ставр. края: 107.

Описан из Центрального Кавказа. Лектотип (Ильин, 1962): «Нальчик, по ручью, 25 VII 1893, Акинфьев» (LE!).

Песчаные степи, грядово-бугристые и прибрежные пески и галечники, в горных районах — по песчаным берегам рек.

ЗП: Аз.-Куб.; ВП; ЦК: Малк.; ВК: Ман.-Самур.

Эндемик.

Примечание. Довольно близок к *J. polyclonos* (L.) DC., но хорошо от него отличается характером облиственности стебля и незначительной отогнутостью остроконечий листочков обертки. Указание на нахождение вида в районах ЗП сделано по очень молодым экземплярам из окр. станицы Кавказской и требует подтверждения.

Секция 2. *Neobellae* Nemirova

Для видов секции, учитывая, что все они узкие эндемики Кавказа, мы привели более подробную систему секции.

Подсекция 1. *Mamillosae* Nemirova.

4. *J. woronowii* Iljin, 1933. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 1 : 185.

Описан с Западного Кавказа. Тип: «Caucasus, Kuban: distr. Batalpaschinsk, in zona alpina, 20 VII 1916, A. Krischtofovicz» (LE!).

Очень редко, на известняковых скалах в высокогорьях не только по гольцу Абшиера-Ахуба, но и на скалах хр. Чилик, в верховьях р. Кяфар и близ гребня горы Ацгары, в верховьях р. Мал. Уруп.

ЗК: Уруп-Теб.
Эндемик.

Примечание. Щетинки хохолка у вида, как и у всех видов этой подсекции, дымчатые, а не снежно-белые, как указано в протологе.

5. *J. iljinii* Grossh. 1947. Докл. АН АзССР, 3, 4 : 166.

Описан с Западного Кавказа. Тип: «По р. Мал. Уруп, на склонах г. Ацгара, на субальпийских лужайках, на выс. 2000—2100 м, 17 VII 1945, В. Сочава, В. Липатова» (LE!).

Очень редко, на скалах кислых пород только в высокогорьях бассейна р. Уруп (горы Ацгары, Чапал).

ЗК: Уруп-Теб.
Эндемик.

Примечание. Материалов с верховьев р. Марух, 15 VII 1962, Галушко (Немирова, 1974б : 28) мы не видели, но полагаем, что для уточнения видового статуса требуется их специальное изучение.

6. *J. pseudoiljinii* Galushko et Nemirova, 1974, Нов. сист. высш. раст. 11 : 282, рис. 1.

Описан с Западного Кавказа. Тип: «Сев. Кавказ, верховья р. Бол. Лаба, р. Кислянка, выс. 2100—2200 м, 9 III 1972, А. Галушко, Е. Немирова» (LE!).

Очень редко, на гранитных скалах.

ЗК: Бело-Лаб. (юго-вост.).
Эндемик.

Примечание. Близок к *J. iljinii* и отличается от него лишь беловойлочными снизу листьями.

Подсекция 2. Intermediae Tschern. subsect. nov.

Folia utrinque atque scapi pilis pluricellularibus (articulatis), applanatis tecta; achenia glabra, laevia, paralleliter costata, coronula denticulata. Typus: *J. sosnovskyi* Grossh.

Листья, так же как и стрелки, покрыты многоклеточными (членистыми) уплощенными волосками; семянка голая, гладкая, параллельно-ребристая, с зубчатой коронкой. Тип: *J. sosnovskyi* Grossh.

Виды этой подсекции занимают промежуточное положение между видами подсекций *Mamillosae* и *Coronopifoliae*, возможно, они являются более древними в секции.

7. *J. sosnovskyi* Grossh. 1947, Докл. АН АзССР, 3, 4: 165.

Описан с Западного Кавказа. Тип: «Сев. Кавказ, окр. с. Соленого, р. Бол. Лаба, по склонам эскарпа Скалистого хребта (высоты Шаханы), на выс. 1100 м над ур. м., 11 IX 1945. В. Сочава, А. Габрилович, В. Липатова, М. Шик» (LE!).

Очень редко, на известковых скалах, в среднегорьях.

ЗК: Бело-Лаб.
Эндемик.

Примечание. Известен лишь тип вида.

8. *J. venusta* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 720, 572; он же, 1963, Бот. матер. (Ленинград), 22 : 257, рисунок; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавказа, 3 : 206, рис. 40, *д*.

Описан с Западного Кавказа. Тип: «In parte superiore fl. Malaja Laba, in pratis lapidosis, 18 VIII 1936, L. Vassiljeva» (LE? n. v.).

Редко, на скалах кислых пород в высокогорьях.

Указан для ЗК: Бело-Лаб. (Ильин, 1962 : 572; Галушко, 1980 : 206).

Эндемик.

Примечание. Ни типа, ни других материалов по виду найти не удалось. Судя по первоописанию и, главное, по рисункам (Ильин, 1962 : 257; Галушко, 1980 : 206), вид очень близок к *J. sosnovskyi*. Листья у вида с обеих сторон зеленые, без паутинистого опушения, шершавые от густо расположенных (сверху гуще) уплощенных многоклеточных (членистых) волосков; щетинки хохолка зазубренно-бородчатые, с негусто расположенными бородками. От *J. sosnovskyi* отличается только перисторассеченными на продолговато-линейные сегменты листьями.

Подсекция. 3. *Coronopifoliae* Nemirova.

9. *J. pumila* Albov, 1893, Bull. Herb. Boiss. 1, 5 : 243, tab. 9, fig. 3—5.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «In Abchasia ad rupes m. Achaliboch (8260 ped.), 1889, N. Alboff» (G?).

На известняковых скалах в высокогорьях.

ЗК: Уруп-Теб. (юг и юго-зап.); ЗЗ: Абх., Инг.-Рион. (сев.-зап.).

Эндемик.

10. *J. bellidioides* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 583.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «In districtu Alagir Caucasi ad rupes fluvii Ardon, 2200′—2500′, Rupr.» (LE!).

Редко, на известняковых скалах в низкогорьях.

ЦК: В. Тер. (юг).

Эндемик.

11. *J. dolomitica* Galushko, 1969, Нов. сист. высш. раст. 6 : 219; он же, 1974, там же, 11 : 302, рис. 3. — *J. levieri* auct. non Albov: Albov, 1895, Тр. Тифл. бот. сада, 1 : 145, p.p. quoad pl. ex Akhakhcza; Сосн. 1926, Журн. Русск. бот. о-ва, 11, 1-2 : 199, p.p., quoad pl. ex Akhakhcza; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 575, p.p., quoad pl. ex Akhakhcza; Немирова, 1974, Нов. сист. высш. раст. 11 : 289, 292; она же, 1974, Фл. и раст. Вост. Кавказа: 33.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «Caucasus septentrionalis, fl. Tschegem, supra pag. Verchnyi Tschegem, in rupibus, 7 VIII 1965, A. Galushko» (LE!).

На известняковых скалах в среднегорьях.

ЗЗ: Абх.; ЦК: Малк.

Эндемик.

Примечание. Растения из Западного Закавказья (хр. Ахахча) незначительно отличаются от типичного *J. dolomitica* более крупными (4, а не 3 мм дл.), белыми (а не бурыми) семянками. По всем остальным признакам растения вполне совпадают с таковыми у *J. dolomitica*. См. также примечание к *J. levieri*.

12. *J. prokhanovii* Nemirova, 1973, Бот. журн. 58, 7 : 995, рисунок; она же, 1974, Нов. сист. высш. раст. 11 : 294 (sub. nom. *J. prokhanovii* var. *giseldonica*).

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «Caucasus septentrionalis, Ossetia, fl. Genaldon (systemate fl. Gizeldon) in regione jug. Skalistyi, alt. 1100—1200 m, 14 VIII 1971, E. Nemirova» (LE!).

На известняковых скалах в среднегорьях.

ЦК: В. Тер.

Эндемик.

Примечание. *J. prokhanovii* Nemirova var. *giseldonica* Nemirova (Немирова, 1974a) описан из Центрального Кавказа. Тип: «Сев. Кавказ, Осетия, Скалистый хр., р. Гизельдон, 1100 м, 20 VIII 1972, А. Галушко, Е. Немирова» (LE!). От типовой разновидности хорошо отличается одинаковыми перисторассеченными листьями прикорневой розетки и более короткими (2—6, а не 8—12 (13) мм дл.) щетинками хохолка.

13. *J. annae* Sosn. 1947, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 13 : 61, рисунок.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «Казбегский район, левый борт ущелья Диднеуа-Ком, на известняковых скалах, 13 VII 1946, А. Харадзе, К. Хуцишвили» (TBI).

Редко, на известняковых скалах в низкогорьях.

ЦК: В. Тер. (юго-вост.).

Эндемик.

Примечание. Среди видов секции выделяется снежно-белыми щетинками хохолка.

14. *J. filicifolia* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 582.

Описан из Центрального Кавказа. Лектотип (Ильин, 1962): «In districtu Alagir Caucaso ad glacies 6000′—6600′, Rupr.» (LE!).

На скалах кристаллических пород, на щебнистых осыпях, часто в затененных местах, в высокогорьях.

ЦК: В. Тер. (юг); ВК: Ассо-Арг. (юг), В. Сулак (юг и юго-зап.).

Эндемик.

Примечание. Наиболее специализированный вид секции с очень коротким стеблем, лишенным даже рудиментарных стеблевых листьев, или вообще без стебля, и тогда растение бесстебельное.

15. *J. akinfievii* Nemirova, 1973, Нов. сист. высш. раст. 10 : 261, рис. 1.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «Сев. Кавказ, Осетия, на скалах вблизи пос. Садон, 1200 м, 3 VIII 1971, А. Галушко, Е. Немирова» (LE!).

На гранитных скалах в среднегорьях.

ЦК: В. Тер.

Эндемик.

16. *J. coronopifolia* Somm. et Levier, 1893, Тр. Петерб. бот. сада, 13 : 48; они же, 1900, цит. соч. 16 : 270, табл. 28.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «Kuban, in jugo alpino inter Do-ut et Utschkulan, 2400—2500 m, 3 IX 1890, S. Sommier et E. Levier» (LE!).

Редко, на скалах кислых пород в высокогорьях.

ЗК: В. Куб.; ЦК: Малк.

Эндемик.

17. *J. levieri* Albov, 1894, Bull. Herb. Boiss. 2 : 257; id. 1895, Тр. Тифл. бот. сада, 1 : 145, p.p., quoad pl. e m. Fisht. — *J. albovii* Galushko et Nemirova, 1973, Нов. сист. высш. раст. 10 : 326, рис. 2; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавказа, 3 : 208.

Описан с Западного Кавказа. Тип: «In Provincia Maris Nigri (Circassia) ad rupes calcareas montis Fisht, alt. circa 7000 ped., 1893 [N 488], N. Alboff» (LE!).

На известняковых скалах в высокогорьях.

ЗК: Бело-Лаб.

Эндемик.

Примечание. 1) Довольно близок *J. coronopifolia*, с которым часто объединялся. От последнего хорошо отличается более мощным (15—25 (30), а не 5—15 см дл.), беловойлочным, главным образом в верхней половине (а не тонкопаутинистым по всей длине) стеблем, более жесткими, сверху густопаутинистыми (а не тонкопаутинистыми), снизу беловойлочными (а не тонкосеровойлочными) листьями прикорневой розетки; более крупными семянками (4—5, а не 3 мм дл.). 2) По поводу этого вида написано немало заметок (Albov, 1895; Сосновский, 1926; Ильин, 1953, 1962; Галушко, 1973; Немирова, 1974а). Однако все вышеперечисленные авторы, говоря о *J. levieri*, основывались на гербарном экземпляре, не являющемся типом этого вида. *J. levieri* Albov (Alboff, 1894) описан, как следует из протолога, по сборам самого Н. Альбова с горы Фишт. В 1895 г. Альбов опубликовал дополненное описание вида, в котором расширил его ареал, включив свои гербарные сборы 1894 г. с хр. Ахахча. Материалы с хр. Ахахча заметно отличались от материалов с горы Фишт (типа *J. levieri*). На это обстоятельство первым обратил внимание Д. И. Сосновский в 1926 г., неправильно указав типом *J. levieri* экземпляр с хр. Ахахча, а экземпляр с горы Фишт определив как *J. coronopifolia* Somm, et Levier. Эта ошибка в определении типа *J. levieri* была повторена М. М. Ильиным, А. И. Галушко и Е. С. Немировой. В результате в 1973 г. Галушко и Немирова, отличив гербарный экземпляр Альбова с горы Фишт от *J. coronopifolia*, по этому экземляру описали *J. albovii.*

18. *J. galushkoi* Nemirova, 1973, Нов. сист. высш. раст. 10 : 264, рис. 2.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «Сев. Кавказ, Осетия, р. Урух, район Скалистого хр., 1100 м, 8 VIII 1971, А. Галушко и Е. Немирова» (LE!).

На известняковых скалах в среднегорьях, редко поднимается выше 1100 м (Немирова, 1974б : 42).

ЦК: Малк. (вост.), В. Тер. (зап.).

Эндемик.

Примечание. В протологе для типа указаны другие дата собора (3 VIII 1971) и высота (1200 м). Очевидно, при перепечатке допущена ошибка, так как на экземляре, собранном 8 VIII 1971 Немировой, оставлена этикетка, где этот экземпляр определен как тип; сбора за 3 VIII 1971 в гербарии нет; высота сбора тоже указана Немировой (см. выше).

19. *J. brachypappa* Nemirova, 1973, Нов. сист. высш. раст. 10 : 266, рис. 3.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «Сев. Кавказ, Осетия, р. Фиагдон, район Скалистого хребта, 13 VIII 1971, Е. Немирова» (LE!).

На известняковых скалах в среднегорьях.

ЦК: В. Тер.

Эндемик.

Примечание. Вид отличается от *J. galushkoi* только более короткими (4—5, не 10—12 мм дл.) щетинками хохолка. Проверить постоянство этого признака на более обширном материале не представляется возможным, так как в нашем распоряжении имеются экземпляры только из одной популяции. Вариабельность размеров щетинок хохолка у представителей секции наблюдается нередко (например, у *J. prokhanovii*). Возможно, мы имеем дело с разновидностью — *J. galushkoi* Nemirova var. *brachypappa* Tschern.

Подсекция 4. Praetermissae (Galushko et Nemirova) Tschern. comb. nov. — ser. *Praetermissae* Galushko et Nemirova, 1974, Нов. сист. высш. раст. 11 : 290.

20. *J. praetermissa* Galushko et Nemirova, 1974, Нов. сист. высш раст. 11 : 284, рис. 2, *1*.

Описан из Закавказья. Тип: «Армения, окр. Кировакана, в 5 км к северо-западу от ст. Памбак, 2200—2300 м, 6 VII 1972, Е. Немирова, В. Романенко» (LE!).

На скалах кислых пород в высокогорьях.

ЦЗ: Лори; ВЗ: Мург.-Муровд.

Эндемик.

21. *J. cartaliniana* Boiss. 1889, Fl. Or. Suppl.: 311.

Описан из Юго-Западного Закавказья. Тип: «In Cartalinia Caucasi inter Achalziche et Atskur ad rupes, N 454, 12 VI 1881, A. et V. Brotherus» (LE!).

На скалах кислых пород в высокогорьях.

ЮЗЗ: Месх.

Эндемик.

Примечание. От *J. praetermissa* отличается более крупными (4—5, а не 2.5—3 мм дл.) семянками и более длинными (10—13, а не 6—8 см дл.) дымчатыми (а не белыми) щетинками хохолка.

Секция 3. *Corymbosae* Benth.

22. *J. multiflora* (L.) Fedtsch. 1911, в: О. и Б. Федченко, Переч. раст. Турк. 4 : 295. — *Serratula multiflora* L. 1753, Sp. Pl.: 817, s. str., excl. pl. Gmel. — *Jurinea linearifolia* DC. 1838, Prodr. 6 : 675.

Описан с р. Дон. Лектотип: Herb. Linn. N 965-10 (photo!).

В степях, на остепненных лугах и лесных полянах, иногда на обнажениях мела и известняка.

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг.; ЦЗ: Лори; ЮЗ: Ерев.

Центр. и Вост. Европа; Юго-Зап., Сев., Ср. и Центр. Азия.

Примечание. При описании вида К. Линней указывает для него «hab. in Sibiria, G. Gmelin». На самом же деле в гербарии К. Линнея лежат два растения, для одного из них указано: «Serratula elatior floribus umbellatis parvis, Gerb. tanais. 294». Это растение имеет номер «4», соответствующий порядковому номеру вида в Sp. Pl., и должно рассматриваться как лектотип вида (Herb. Linn. N 965-10). Другое растение (Herb. Linn. N 965-11), собранное И. Гмелиным и процитированное в Sp. Pl. вторым к виду, позднее, по-видимому, самим К. Линнеем подписано как «*Serratula salicifolia*» и относится к роду *Saussurea* (*S. salicifolia* = *Serratula multiflora* L. 1753, Sp. Pl.: 817, p.p., quoad. pl. Gmel.).

23. *J. stoechadifolia* (Bieb.) DC. 1838, Prodr. 6 : 674. — *Serratula stoechadifolia* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 266.

Описан по материалам из Крыма и с низовий р. Днепр. Лектотип: «In Tauriae collibus lapidosis cretaceis, circa Karassubasar frequens» (Herb. Bieb. LE!)

На обнажениях известняка и мела, обычно в степях.

СЗЗ: Анап.-Гел. Указан для ЗП: Аз.-Куб. (юго-зап., Галушко, 1980 : 210).

Центр. и Вост. Европа.

24. *J. pulchella* DC. 1838, Prodr. 6 : 676. — *Serratula pulchella* Fisch. et Mey. in DC. 1838, Prodr. 6 : 676.

Описан из Ирана. Лектотип (Ильин, 1962): «Iran in collibus sterilissimus circa Khoi, prov. Aderbeischan, 6 VII 1828, N 526, Szowitz» (G, iso — LE!).

На каменистых склонах, известняковых скалах, в среднегорьях.

ЮЗЗ: Араг. (Шхиян, 1987); ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Занг.

Юго-Зап. Азия.

Секция 4. *Stenocephalae* Benth.

25. *J. elegans* (Stev.) DC. 1838, Prodr. 6 : 675. — *Serratula elegans* Stev. 1813, Mem. Soc. Nat. Moscou, 4 : 101.

Описан из Азербайджана. Тип: «in glareosis Caucasi orientalis ubi amnis Gogtshaj promontorio medio exit, sub pago Dshanac bulac, Stev.» (Herb. Bieb. LE!).

На сухих склонах предгорий.

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (юго-вост.), Триал.-Н. Карт. (сев.-вост.); ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.

Эндемик.

26. *J. armeniaca* Sosn. 1920, Вестн. Тифл. бот. сада, 49 : 31. — *J. elegans* auct. non DC.: Шхиян, 1987, Флора, раст. и раст. ресурсы АрмССР, 10 : 74.

Описан из Южного Закавказья. Лектотип (Чернева, h.l.): «Мегри, 6/18 VI 1890, № 332, Радде» (LE!).

На каменистых склонах, скалах, по бортам ущелий в среднегорьях.

ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан.

Эндемик.

Примечание. Хорошо дифференцированный вид, отличающийся от *J. elegans* не только количественными признаками (Шхиян, 1987 : 74), но и формой листьев, корзинки, характером опушенности, отклоненностью и длиной остроконечий листочков обертки. *J. elegans* и *J. armeniaca* — виды одного родства, но первый встречается в предгорьях, второй — в горах (горный вид).

Секция 5. *Jurinea*

27. *J. alata* (Desf.) Cass. 1822, Dict. Sci. Nat. 24 : 288. — *Serratula alata* Desf. 1815, Tabl. l'Ecole Bot. Jard. Roé (Paris). ed. 2: 108.

Описан по растениям неизвестного происхождения, выращенным в Парижском ботаническом саду (P, iso — LE!).

По сухим каменистым и известняковым склонам, скалам, иногда по бортам рек, от среднего до верхнего пояса гор.

ЗК: Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ЗЗ: Инг.-Рион. (сев.-зап.).

Эндемик.

28. *J. spectabilis* Fisch. et Mey. 1837, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 4 : 39; Fisch. et Mey. ex Hohen. 1833, Bull. Soc. Nat. Moscou, 6 : 252, nom. nud; Trautv. 1873, Acta Horti Petropol. 2, 2 : 557, var. *monocephala* Trautv. incl! — *J. grossheimii* Sosn. 1930, Тр. по геобот. обслед. пастбищ Азерб., сер. В. Летние пастбища, 30 : 90, табл. 8; Исаев, 1961, Фл. Азерб. 8 : 377.

Описан по материалам из Карабаха и Гянджи. Лектотип: «In locis saxosis provinciae Karabagh, circa munimentum Schuscha, R. Hohenacher» (LE!).

На скалах, осыпях, на каменистых склонах от среднего до верхнего пояса гор.

ВЗ: Караб.; ЮЗ: Ерев. (Веди), Нах., Занг., Мегр.-Зан. Указан для ВЗ: Мург.-Муровд. (Fischer, Meyer, 1837, l. c).

Эндемик.

Примечание. В протологе приведены два местонахождения. Однако уже в работе Hohenacker (1833 : 252) указано, что название, данное виду Ф. Б. Фишером и К. А. Мейером (in littr.), относится только к экземляру, собранному им из Шуши. В гербарии нет ни одного экземпляра из района Гянджи, да и дальнейшими сборами за эти годы местонахождение вида из района Елизаветполя (Гянджа) не подтверждается.

Из Азербайджана описан *J. grossheimii* Sosn.: «Azerbajdzan, Karabagh, prope oppidum Shusha, 15 VI 1929, A. Kolakovsky» (ВАК?). В LE много гербарного материала из окр. Шуши, он однородный и относится к *J. spectabilis*. *J. grossheimii* отличается от него лишь тем, что стебель простой, одноглавый, верхние листья почти цельные. Самостоятельность *J. grossheimii* ставилась под сомнение еще А. А. Гроссгеймом (1934 : 172).

29. *J. ruprechtii* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 573.

Описан из Дагестана. Тип: «In regione alpina Daghestaniae, 1861 VI 30, Rupr.» (LE!).

На сухих склонах, выходах известняка и мела в среднем поясе гор.

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.

Эндемик.

Секция 6. *Platycephalae* Benth.

30. *J. arachnoidea* Bunge, 1841, Flora (Regensb.), 24, 1 : 157. — *J. consanguinea* DC. subsp. *arachnoides* (Bunge) Kozuharov, 1968, Изв. Бот. инст. (София), 18 : 69; id., 1976, Fl. Europ. 4 : 220, p.p.

Описан с р. Волги. Тип: «Ad Wolgam infra Saratow, Bunge» (LE!).

На остепненных лесных полянах, обнажениях мела и известняка, в степях.

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.

Вост. Европа; Ср. Азия (сев.-вост.).

31. *J. blanda* (Bieb.) C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 67. — *Serratula blanda* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 549. — *Jurinea exuberans* (Trautv.) Sosn. 1920, Вестн. Тифл. бот. сада, 49 : 35. — *J. arachnoidea* var. *exuberans* Trautv. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5 : 449. — *J. arachnoidea* auct. non Bunge: Шхиян, 1952, Фл. Грузии, 8 : 447, p.p.; Исаев, 1961, Фл. Азерб. 8 : 377, p.p.; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавказа, 3 : 206, p.p.

Описан по материалам с Кавказа, из Южной России и с Украины. Лектотип (Ильин, 1962): «Ad latera montium in apricis siccioribus per totum quoque Caucasum communis» (Herb. Bieb. LE!).

На сухих каменистых и щебнистых склонах от среднего до верхнего пояса гор.

ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах. (Татлу?). Указан для ЦЗ: Лори; ЮЗ: Дар. (Шхиян, 1987).

Эндемик.

Примечание. Широко распространенный на Кавказе горный вид. Слегка варьируют рассеченность пластинки листа и размеры корзинки. Постоянным признаком для вида является характер опушения пластинки листа. В опушении ее всегда участвуют прямые длинные тонкие и короткие курчавые волоски.

J. exuberans (Trautv.) Sosn. известен только по типовому образцу, происходящему из района между Хевсуретией и Тушетией («In promontorio Chidotanii alpis Azunta, inter Chewsuriam et Tuschetiam sitae, lect. Radde, 1876, anno» LE!). Анализ типового экземпляра этого вида и всего довольно обширного материала по *J. blanda* позволяет считать, что тип *J. exuberans* по всем признакам соответствует *J. blanda* и отличается от последнего только более крупными размерами стебля и листьев.

32. *J. consanguinea* DC. 1838, Prodr. 6 : 676. — *J. anatolica* Boiss. 1844, Diagn. ser. 1 (4) : 21. — *J. demetrii* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 727, 671.

Описан из Турции. Тип: «In Olympo Bithynico, Aucher Eloy, N 3220» (G).

На сухих склонах в среднем поясе гор.

ЮЗ: Ерев.

Южн. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

Примечание. Широко распространенный в Турции вид, заходящий на Балканский п-ов. Для территории Армении впервые указывается по материалам: Абовянский р-н, Гарни × Аменапркич, можжевеловое редколесье, 1970, 24 VI, А. Тахтаджян, Т. Попова (LE!).

J. demetrii Iljin описан с территории Турции: «Distr. Kars, Olty, inter Bardu et Promezshutoczny, 26 VI 1911, D. Sosnovsky» (LE?). Типа найти пока не удалось, но изучение протолога позволяет считать этот вид синонимом *J. consanguinea* DC. Это подтверждается и анализом гербарного материала из Карской обл., имеющегося в нашем распоряжении.

Галушко (1980 : 21) для района Анапа—Новороссийск приводит *J. sordida* Stev. — вид, встречающийся только в Крыму. Подтвердить нахождение этого вида для нашей территории нет возможности, так как никаких материалов с нашей территории мы не нашли.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Новые и редкие растения Северного Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 324—330.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Т. 3. Ростов-на-Дону, 1980. 328 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 4. 1-е изд. Баку, 1934. 342 с.

Ильин М. М. Наголоватка Левье (*Jurinea levieri* Albov) // Каучук и каучуконосы. М.—Л., 1953. Т. 2. С. 500—502.

Ильин М. М. Наголоватка — *Jurinea* Cass. // Флора СССР. М.—Л., 1962. Т. 27. С. 538—704.

Меницкий Ю. Л. Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 117—142.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Немирова Е. С. О *Jurinea levieri* Albov // Нов. сист. высш. раст. 1974а. Т. 11. С. 292—294.

Немирова Е. С. Виды рода *Jurinea* Cass. секции *Neobellae* Nemirova Кавказа // Флора и растительность Восточного Кавказа. Орджоникидзе, 1974б. С. 23—45.

Сосновский Д. И. Обзор кавказских представителей рода *Jurinea* Cass. // Журн. Русск. бот. о-ва. 1926. Т. 11. № 1-2. С. 191—205.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Шхиян А. С. Обзор видов рода *Jurinea* Cass. (*Asteraceae*) флоры Армении // Флора и растительность и растительные ресурсы Армянской ССР. Ереван, 1987. Вып. 10. С. 70—77.

Albov N. Enumeratio plantarum Transcaucasiae occidentalis // Тр. Тифл. бот. сада. 1895. Вып. 1. С. 1—287.

Alboff N. Nouvelles contributions a la flore de la Transcaucasie // Bull. Herb. Boiss. 1894. T. 2. P. 247—258.

Hohenacker R. Fr. Enumeratio plantarum in territorio Elisabethopolensi et in provincia Karabach // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1833. T. 6. P. 210—261.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 I 1994

УДК 582.998

© Бот журн., 1994 г., т. 79, № 5

А. Н. Сенников

НОВЫЙ ГИБРИД РОДА *HIERACIUM* S. STR. (*ASTERACEAE*)

A. N. SENNIKOV. A NEW HYBRID OF THE GENUS *HIERACIUM* S. STR. (*ASTERACEAE*)

Подтверждается предположение о возможности гибридизации между видами секций *Tridentata* и *Accipitrina* рода *Hieracium* s. str. Описан новый естественный гибрид *H.* × *disputabile* (=*H. virgultorum* × *H. rigidum*).

Возникновение некоторых форм рода *Hieracium* L. s. str., по-видимому, происходило вследствие гибридизационных процессов. Способность многих видов к скрещиванию между собой облегчалась полиплоидизацией генома и апомиктическим характером размножения возникающих форм. Выявление и характеристика гибридных форм представляют собой один из наиболее сложных аспектов в изучении этого рода.

K. Zahn (1921—1922) — монограф рода *Hieracium* — указывал на наличие гибридов между самыми отдаленными группами родства. Для сборного вида *H. sabaudum* L. им приводились 9 возможных скрещиваний. Однако Zahn не отмечал гибридов между видами секции *Accipitrina* Koch, куда относится *H. sabaudum*, и видами секции *Tridentata* (Fr.) G. Schneid. Форму, занимающую по своей морфологии промежуточное положение между *H. sabaudum* и *H. tridentatum* (включая *H. rigidum* C. Hartm.), Zahn (1922 : 952) определил по соообщению Touton как *H. sabaudum* subsp. *rigidiforme* Touton с пометой «*H. sabaudum* — *rigidum* Touton». Упоминанием этого таксона среди прочих подвидов *H. sabaudum* его гибридогенная природа была поставлена под сомнение, а фактически отвергнута. В более поздних сообщениях о ястребинках Северо-Востока Европы сведения о гибридизации между видами этих секций также отсутствуют.

Несколько лет назад в Павловском парке (пригородная зона г. Санкт-Петербурга) А. Хааре обнаружил необычную форму родства *H. virgultorum* Jord. с ланцетными или яйцевидно-ланцетными с клиновидным основанием листьями в пределах общего соцветия, лишь самые верхние стеблевые листья имели закругленное основание. Как выяснилось, в Павловском парке не только произрастают такие редкие виды, как *H. lanceolatum* Vill. и *H. gentile* Jord., но в некоторых местах под пологом мелколиственного, преимущественно березового леса непосредственно контактируют довольно крупные поселения *H. virgultorum* и *H. rigidum*. В трех участках парка в поселениях последних видов встречаются немногочисленные (обнаружено в общей сложности около 130) экземпляры, по своим морфологическим признакам занимающие промежуточное положение между этими видами. Промежуточный характер признаков этих особей свидетельствует об их гибридном характере в соответствии с формулой *H. virgultorum* ×*H. rigidum*. Размах изменчивости гибрида, не соответствующий таковому одного клона (морфологические признаки единичных особей отклоняются в сторону родительских видов), позволяет предположить множественность актов гибридизации в этих поселениях.

В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) хранятся гербарные образцы *H. boreale* Fr. subsp. *obliquum* (Jord.) Sudre «microgène» *scabiosum* Sudre var. *angustatum* Sudre (1902 : 19, tab. 3) из Центральной Европы («Mähren, Znaim, Thajatal, 28 IX 1912, N 1198 nach F. Petrak, A. Oborny), практически неотличимые от отмеченного нами гибрида и непротиворечащие (к сожалению, фрагментарному) рисунку H. Sudre и первоописанию. Zahn (1922 : 947) приводит этот же таксон под названием *H. sabaudum* subsp. *scabiosum* (Sudre) Zahn var. *angustatum* (Sudre) Zahn и для Швейцарии. Скорее всего *H. sabaudum* subsp. *rigidiforme* относится к этому же таксону. По-видимому, указанный гибрид рассеянно встречается в пределах всей области перекрывания ареалов родительских видов — в Центральной и Восточной Европе.

Таким образом, мы подтверждаем наличие гибридизации между видами секций *Accipitrina* и *Tridentata* рода *Hieracium*. Приведенное далее описание гибрида *H. virgultorum* ×*H. rigidum* основывается на достоверном таксономически однородном материале из Павловского парка, где каждый родительский вид представлен одним микровидом. Опушение листочков обертки описывается согласно частотной шкале Р. Н. Шлякова (1989).

Hieracium ×disputabile Sennik. sp. hybr. nov.

Caulis ad 70 cm alt., 14—20-phyllus, in parte media et inferiore pilis longis (ad 3 mm lg.) mollibus, praecipue in parte superiore pilis stellatis tectus. Folia caulina superiora ovato-lanceolata, basi rotundata, media lanceolata, basi cuneata, inferiora spathulata, 12—15 cm lg., in petiolum longum attenuata, margine dentibus angustis antrorsis praedita; folia inflorescentiae linearia vel anguste ovata. Calathidia 3—5, inflorescentiam subcorymbosam vel paniculatam formantia. Involucri phylla oblonga, obtusata, intima 10—11 mm lg., 1.1—1.3 mm lt., extertora triangularia, intimis ad 1/3 breviora eis aequinumeralia, omnia secus lineam medianam pilis glandulosis 0.1—0.3 mm lg. sat dense, pilis glandulosis al 0.6 mm lg. et pilis simplicibus ad 10 mm lg. dispersa. Pedunculi solitarie glandulosi et pellucide stellati. Alveolae receptaculi breviter dentati.

Typus: Rossia, Prov. Leningrad, in viridario Pavlovskiano ad septentriones a Praecesione Tiarleviensi, ad margines silvarum, 22 X 1987, *B*, A. Haare (LE).

Affinitas. A specie parentali *H. virgultorum* Jord. foliis inflorescentiae linearibus vel anguste ovatis (nec ovatis), caulinis inferioribus basin versus sensim (nec subito) angustatis, involucri phyllis angustioribus pilis glandulosis ad 0.6 mm lg. tectis structuraque involucri (characteres sectionis *Tridentata* (Fr.) G. Schneid.) differt; a specie parentali altera *H. rigido* C. Hartm. foliis caulinis superioribus basi rotundatis nec non habitu differt; planta nostra *H. obliquo* Jord. simillima est, a quo tamen imprimis foliis caulinis infimis et involucri phyllis dictinguitur.

Area geographica. Rossia (in vicinitate Petropolis), Gallia (Tarn et Maine-et-Loire) et Helvetia.

Стебель до 70 см выс., с 14—20 листьями, в средней и нижней частях с длинными мягкими простыми волосками до 3 мм дл., со звездчатыми волосками преимущественно в верхней его части. Стеблевые листья верхние яйцевидно-ланцетные, с закругленным основанием, средние ланцетные, с клиновидным основанием, нижние лопатчатые, 12—15 см дл., оттянуты в длинный черешок, с направленными вперед узкими зубцами. Корзинок 3—15 в щитковидном или метельчатом соцветии. Внутренние листочки оберток продолговатые, притупленные, 10—11 мм дл., 1.1—1.3 мм шир., наружные треугольные, достигают 2/3 длины внутренних, в равном с ними количестве; все вдоль срединной линии с довольно частыми железистыми волосками 0.1—0.3 мм дл., с редкими железистыми волосками до 0.6 мм дл. и простыми волосками до 10 мм дл. Ножки корзинок с единичными железистыми волосками и прозрачным звездчатым опушением. Ячейки цветоложа с короткими зубцами.

Тип: Ленинградская обл., в Павловском парке севернее Тярлевской просеки, опушка, 22 IX 1987, *B*, А. Хааре (LE).

Паратипы (paratypi): там же, у левого коренного берега р. Славянки, северо-восточнее Тярлевской просеки, в тени деревьев, 8 X 1993, А. Хааре, Н. Цвелев (B, LE, TAA); там же, севернее Тярлевской просеки, опушка, 22 X 1987, *A*, А. Хааре (LE); там же, у северной границы парка, близ д. Тярлево, березовая аллея, под деревьями, 8 X 1993, А. Хааре, Н. Цвелев (B, LE, TAA); там же у д. Тярлево, березовая аллея, 12 X 1993, № 471, И. Илларионова, А. Сенников, А. Хааре (LE).

Родство. От одного родительского вида — *H. virgultorum* Jord. — отличается линейными или узкояйцевидными (а не яйцевидными) листьями при ветвях соцветия, постепенно (а не быстро) суженными к основанию нижними стеблевыми листьями, более узкими листочками обертки с железистыми волосками до 0.6 мм дл. и иным ее строением (признаки, характерные для секции *Tridentata* (Fr.) G. Schneid.); от другого родительского вида — *H. rigidum* C. Hartm. — отличается закругленным основанием верхних стеблевых листьев, а также общим обликом; наиболее сходен с *H. obliquum* Jord., от которого отличается преимущественно формой нижних стеблевых листьев и листочков обертки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Шляков Р. Н. Род Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 140—300, 378, 379.

Sudre H. Les *Hieracium* du centre de la France. Albi, 1902. 103 p.

Zahn K. H. Compositae—Hieracium. Abt. I // A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1921—1922. H. 75—77, 79. S. 1—1146.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 XII 1993

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.4 : 582.252
© 1994

Г. В. Коновалова

ВИДЫ ДИНОФИТОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ, НОВЫЕ ДЛЯ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ (КАМЧАТКА)

G. V. KONOVALOVA. THE NEW SPECIES OF DINOFLAGELLATES FROM THE AVACHINSKAYA INLET (KAMCHATKA)

Приведен аннотированный список 58 новых для Авачинской губы видов и внутривидовых таксонов динофитовых водорослей, из которых 7 — новые для морей России, 9 — для дальневосточных морей России и 42 — для Авачинского залива.

Наиболее полные сведения о составе флоры планктонных водорослей у берегов восточной Камчатки содержатся в работах И. А. Киселева (1937, 1947) и Г. И. Семиной (1958, 1959, 1960, 1981). Флора пелагиали Авачинской губы была в слабой степени отражена в работах А. А. Еленкина (1914), А. А. Панковой (неопубликованные данные, см.: Ушаков, 1947) и в наших исследованиях «красного прилива» в сентябре 1983 г. (Орлова и др., 1985). В целом о диатомовых водорослях тихоокеанского прибрежья Камчатки имеется достаточно полная информация, тогда как жгутиковые водоросли остаются изученными довольно слабо. Из анализа списков таксонов, относящихся к этому региону, следует, что если панцирные динофитовые составляют от 20 до 43% от общего числа видов, то непанцирные и другие отделы жгутиковых представлены единичными видами. Причины этого в первую очередь лежат в методических трудностях сбора и исследования жгутиковых водорослей, а в особенности мелких, лишенных прочных защитных оболочек (беспанцирных), деформирующихся при фиксации и разрушающихся при хранении проб, с которыми обычно работают фитопланктологи.

Настоящий список представляет собой результат обработки 62 проб фитопланктона, полученных на станции 3 в центре Авачинской губы (53° с. ш., 158°30′ в. д.; глубина 24—25 м; соленость 21—32‰; температура (*t*, °C): зимой[1] от —1.8 до +1.5, весной от —1.5 до +4.0, летом от +0.7 до +15.6, осенью от +1.7 до +10.3). Пробы отбирали 2-литровым батометром 2 раза в месяц на глубинах 0, 4, 10 и 22—24 м с декабря 1987 г. по декабрь 1988 г., фиксировали слабощелочным раствором Люголя и концентрировали в лабораторных условиях методом осаждения. Кроме того, исследовали живой материал (около 25 проб), взятый батометром и сетью (из газа № 63) в верхних слоях воды. Пробы обрабатывали при помощи светового (Amplival, объективы ×40, ×100, максимальное увеличение 2000), а в отдельных случаях — электронного сканирующего (СЭМ) микроскопов. При работе с живым планктоном использовали культуры, полученные методом разведения (Gross, 1937).

В предварительный список водорослей планктона Авачинской губы включено 285 видов и внутривидовых таксонов из 8 отделов. Наибольшим числом таксонов представлены динофитовые (110) и диатомовые (106) водоросли.

---

[1] Сезоны календарные.

Наиболее объемными родами среди динофитовых водорослей оказались *Protoperidinium* (22), *Gymnodinium* (14) и *Amphidinium* (10 видов). Из 84 новых для Авачинской губы таксонов 81 — жгутиковые водоросли, из которых 61 — динофлагелляты. Для 3 из них даны детальные морфологические описания (Коновалова, 1989).

В настоящий список включено 58 видов и внутривидовых таксонов динофитовых, которые ранее не указывались для Авачинского залива, из них 9 неизвестны для дальневосточных морей России (отмечены в списке знаком «+») и 7 — для морей России (отмечены знаками «++»).

Римские цифры — месяцы присутствия организмов в планктоне; арабские цифры в скобках после названия вида — номера примечаний, приведенных в конце списка. Виды в списке расположены по системе, использованной нами для динофитовых водорослей Японского моря (Коновалова и др., 1989).

Порядок *Prorocentrales*	
Сем. *Prorocentraceae*	
Род *Prorocentrum* Ehr.	
P. balticum (Lohm.) Loeblich	VI, VIII, X
P. cordata (Ostf.) Dodge	VI, VIII, X, XII
P. lima (Ehr.) Dodge (1)	X
+*P. maximum* (Gour.) Schill. (2)	VII
P. minimum (Pav.) Schill. (3)	VIII
Порядок *Dinophysiales*	
Сем. *Dinophysiaceae*	
Род *Dinophysis* Ehr.	
+*D. microstrigiliformis* Abé (4)	VII
Порядок *Gymnodiniales*	
Сем. *Gymnodiniaceae*	
Род *Amphidinium* Clap. et Lachm.	
+*A. larvale* Lindem.	VII—XII
++*A. latum* Lebour	XI
A. longum Lohm.	VII
A. phaeocysticola Lebour	VI
Род *Cochlodinium* Schütt	
C. archimedes (Pouch.) Lemm.	IX—XI
Род *Gymnodinium* Stein	
G. albulum Lindem.	V, X
G. agiliforme Schill.	VIII, IX, XI, XII
G. arcticum Wulff	II
+*G. catenatum* Graham	V—XII
G. frigidum Balech	V, VI
++*G. japonicum* Hada	VIII
G. romboides Schütt	VII, VIII
G. sanguineum Hirasaka (5)	II—IV
++*G. veneficum* Ballantine	VI—X
++*G. vitiligo* Ballantine	V—XII
Род *Gyrodinium* Kof. et Sw.	
+*G. aureolum* Hulburt (6)	VIII, IX
G. britanicum Kof. et Sw.	IV, V
G. fusiforme Kof. et Sw.	II, V, VIII, X
G. nasutum (Wulff) Schill.	VI, X
G. pingue (Schütt) Kof. et Sw.	X
Род *Torodinium* Kof. et Sw.	
+*T. teredo* (Pouchet) Kof. et Sw.	IV

Сем. *Polykrikaceae*	
Род *Polykrikos* Butsch.	
P. kofoidii Chatton	X
P. schwartzii Butsch.	VII, VIII, X
Сем. *Protonoctilucaceae*	
Род *Entomosigma* Schill.	
$^{++}$*E. peridinioides* Schill.	VIII
Род *Oxyrrhis* Dujard.	
O. marina Dujard.	II, V
Порядок *Actiniscales*	
Сем. *Actiniscaceae*	
Род *Actiniscus* (Ehr.) Ehr.	
$^{+}$*A. pentasterias* (Ehr.) Ehr.	XI
Род *Achradina* Lohm.	
$^{+}$*A. pulchra* Lohm.	VIII—XII
Порядок *Lophodiniales*	
Сем. *Lophodiniaceae*	
Род *Katodinium* Fott	
K. glaucum (Lebour) Loeblich	IV—XII
Порядок *Pyrocystales*	
Сем. *Pyrocystaceae*	
Род *Dissodinium* Klebs in Pasch.	
D. pseudolunula Swift ex Elbr. et Dreb.	VIII
Род *Pyrocystis* J. Murray in Tizard	
P. lunula Schütt	IX
Порядок *Peridiniales*	
Сем. *Peridiniaceae*	
Род *Diplopsalis* Bergh	
D. lenticula Bergh	VIII—X
Род *Diplopeltopsis* Pav.	
D. minor (Pauls.) Pav. (7)	VIII, IX
Род *Glenodinium* Ehr.	
G. foliaceum Stein	VIII
Род *Oblea* Balech	
O. rotundata (Lebour) Balech (8)	VIII—X
$^{++}$*P. baculifera* Balech	VIII-X
Род *Protoperidinium* Bergh	
P. bipes (Pauls.) Balech	IV—X
P. breve (Pauls.) Balech	VI
P. brochii (Kof. et Sw.) Balech	VII, VIII
P. grenlandicum (Wolosz.) Balech	V, VI, VIII
P. marielebourae Pauls.	V, VI
P. minutum (Kof.) Loeblich	VIII—X
P. mite (Pav.) Balech	V—IX
$^{++}$*P. nudum* (Meun.) Balech	VIII, IX
$^{+}$*P. punctulatum* (Pauls.) Balech	VI
Род *Peridinium*	
P. latum Pauls.	X
Сем. *Gonyaulacaceae*	
Род *Gonyaulax* Dies.	
G. spinifera (Clap. et Lachm.) Dies. (9)	VII, X
G. verior Sournia (10)	VIII, IX
Род *Protoceratium* Bergh	
P. reticulatum (Clap. et Lachm.) Butsch.	VII, IX

Сем. *Ceratiaceae*	
Род *Ceratium* Schrank	
C. furca (Ehr.) Clap. et Lachm.	IX
C. fusus var. *schüttii* Lemm.	X
C. lineatum (Ehr.) Cl.	X
C. tripos var. *balticum* Schütt	VII

Примечания. (1) = *Exuviaella marina* Cienkowski, *E. ostenfeldii* и еще 7 синонимов после ревизии D. Dodge (1975); (2) = *Prorocentrum obtusum* Ostf. и другие синонимы (см.: Dodge, 1975); (3) = *Exuviaella minima* Pav., *E. mariae-lebouriae* Parke et Ballantine, *Prorocentrum triangulatum* Martin, *P. cordiformis* Bursa; (4) = *Dinophysis lapidistrigiliformis* Abé; (5) = *Gymnodinium splendens* Lebour, *G. nelsonii* Martin; (6) имеет большое морфологическое сходство с *Gymnodinium nagasakiense* Takayame et Adachi (Partensky et al., 1988); (7) = = *Diplopsalis lenticula* f. *minor*, *Zygabikodinium lenticulatum* Loeblich et Loeblich (Balech, 1988); (8) = *Peridiniopsis rotunda* Lebour; (9) = *Amylax lata* Meunier; (10) = *G. diacantha* (Meunier) Schill.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еленкин А. А. Морские перидинеи и диатомовые Камчатки // Камчатская экспедиция Ф. П. Рябушинского. Бот. отд. 1914. Вып. 2. С. 405—448.

Киселев И. А. Состав и распределение фитопланктона в северной части Берингова и южной части Чукотского морей // Исследование морей СССР. М.—Л., 1937. Вып. 25. С. 217—245.

Киселев И. А. Фитопланктон дальневосточных морей как показатель особенностей их гидрологического режима // Тр. Гос. океаногр. ин-та. Л., 1947. Вып. 1(13). С. 189—214.

Коновалова Г. В. Морфология трех видов *Alexandrium* (*Dinophyta*) из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1401—1409.

Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л., 1989. 185 с.

Орлова Т. Ю., Коновалова Г. В., Ошурков В. В. Красный прилив, вызванный инфузорией Mesodinium rubrum в Авачинской губе (Камчатка) // Биология моря. Владивосток, 1985. № 6. С. 54—61.

Семина Г. И. Связь фитогеографических зон в пелагиали северо-западной части Тихого океана с распределением водных масс в этом районе // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. М., 1958. Т. 27. С. 66—76.

Семина Г. И. Распределение фитопланктона в Кроноцком заливе // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. М., 1959. Т. 36. С. 73—91.

Семина Г. И. Качественный состав фитопланктона Берингова моря // Бот. матер. Отд. споровых растений БИН АН СССР. М.—Л., 1960. Т. 13. С. 35—43.

Семина Г. И. Качественный состав фитопланктона западной части Берингова моря и прилегающей части Тихого океана. Ч. 2. Диатомовые водоросли // Экология морского фитопланктона. М., 1981. С. 6—32.

Ушаков П. В. Работы Камчатской морской станции Гос. гидрологического ин-та // Тр. Гос. океаногр. ин-та. Л., 1947. Вып. 1/13. С. 169—171.

Balech E. Los dinoflagelados del Atlantico Sudoccidental // Madrid. Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr. 1988. N 1. P. 1—310.

Dodge J. D. The *Prorocentrtum* (*Dinophyceae*). 2. Revision of the genus *Prorocentrum* // Bot. J. Linn. Soc. 1975. Vol. 71. N 2. P. 103—125.

Gross F. Notes on the culture of some marine plankton organisms // J. Mar. Biol. Associat. 1937. Vol. 21. N 2. P. 753—768.

Partensky F., Vaulot D., Goute A., Sournia A. Morphological and nuclear analysis of the bloom-forming dinoflagellates *Gyrodinium* cf. *aureolum* and *Gymnodinium nagasakiense* // J. Phycol. 1988. Vol. 24. N 3. P. 408—415.

Камчатский институт экологии
и природопользования ДВО РАН
Петропавловск-Камчатский

Получено 24 III 1993

SUMMARY

The annotated list of dinoflagellate species from the Avachinskaya Guba Inlet includes: 7 species and interspecies taxa which are new for the seas of the Russia, 9 taxa which are new for Far-Eastern seas of the Russia and 42 taxa which are new for the Avachinsky Bay.

УДК 581.9(47+57) : 582.542.1

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 5

В. И. Попов, Н. Н. Цвелев

О НОВОМ ДЛЯ РОССИИ АДВЕНТИВНОМ ЗЛАКЕ *DIPLACHNE FASCICULARIS* (*POACEAE*)

V. I POPOV, N. N. TSVELEV. ON A NEW FOR RUSSIA ADVENTIVE SPECIES *DIPLACHNE FASCICULARIS* (*POACEAE*)

В окр. г. Санкт-Петербурга найден адвентивный вид *Diplachne fascicularis*, еще не приводившийся для России (и бывшего СССР). По-видимому, этот вид занесен из США, где он является обычным сорняком.

В последнее десятилетие в связи с большим количеством экспортируемого в Россию зерна (пшеницы, сои и других культур) участились находки здесь адвентивных видов родов *Cassia* L., *Sesbania* Scop., *Sida* L., *Anoda* Cav., *Ipomoea* L., *Quamoclit* Mill. и др., прежде отсутствовавших на территории бывшего СССР либо присутствовавших в ничтожном количестве. Как правило, это широко распространенные тропические и субтропические сорняки полей и плантаций различных культур, заходящие в пределы теплоумеренной зоны в Восточной Азии и Северной Америке и изредка заносимые в Европу. Из злаков к числу таких видов можно отнести *Urochloa panicoides* Beauv., найденный Т. И. Нечаевой в окр. г. Владивостока (Нечаева, Цвелев, 1989).

6 сентября 1993 г. одним из авторов настоящей статьи (В. И. Поповым) на ж.-д. путях в окр. г. Санкт-Петербурга, между станциями Обухово и Рыбацкое, был найден еще один, новый для России (и бывшего СССР) вид сем. *Poaceae* — *Diplachne fascicularis* (Lam.) Beauv. Этот вид является обычным в Америке (от Южной Канады до Аргентины включительно) сорняком, распространившимся также в Юго-Западную и Южную Азию (Hãfliger, Scholz, 1981). Можно было бы считать находку этого вида не имеющей большого значения, однако опыт показывает, что за первым, казалось бы, случайным обнаружением какого-либо адвентивного вида следуют все новые и новые его находки. Так, одним из авторов настоящей статьи (Цвелев, 1977) в окр. г. Гатчина (Ленинградская обл.) был найден оригинальный южноафриканский вид рода *Sisymbrium* L. — *S. thellungii* O. E. Schulz, а в настоящее время он обнаружен уже в целом ряде значительно удаленных друг от друга пунктов на территории бывшего СССР.

Вид *Diplachne fascicularis* обнаружен в цветущем состоянии и вполне мог бы дать зрелые зерновки, если бы не необычайно холодное и дождливое лето 1993 г. в Санкт-Петербурге. Весьма вероятно, что этот вид является самоопылителем или апомиктом, о чем свидетельствуют очень мелкие (0.2—0.3 мм дл.) пыльники, часто не выступающие из колосков. Стоит отметить, что этот вид принадлежит к числу малозаметных адвентивных видов и легко может быть принят коллекторами за обычные на ж.-д. путях виды рода *Puccinellia* Parl.

Несмотря на некоторое внешнее сходство, род *Diplachne* очень далек от *Puccinellia* и принадлежит подтрибе *Diplachninae* Rouy трибы *Cynodonteae* Dumort. вместе с близким дикорастущим в России родом *Cleistogenes* Keng. *D. fascicularis* — это обычно разветвленный у основания однолетник 25—

100 см выс., с прямостоячими голыми стеблями. Листовые пластинки голые, но мельчайше шероховатые по жилкам, узколинейные (1—4 мм шир.), плоские или рыхло вдоль свернутые; язычки листьев 3—5 мм дл., перепончатые и в верхней части бахромчато-разорванные в отличие от таковых у видов *Cleistogenes* и *Eragrostis* Wolf, у которых они почти от основания переходят в ряд волосков. Общие соцветия — довольно крупные (12—20 см дл.), но слабо раскидистые метелки, обычно заключенные основанием во влагалище верхнего листа. Колоски 5—10 мм дл., с 5—10 цветками, расположенные на коротких (0.5—1 мм дл.) ножках по одному и почти на одинаковом расстоянии друг от друга по всей длине неразветвленных шероховатых веточек метелки. Колосковые чешуи 2—3 и 3—5 мм дл., ланцетные, нижние цветковые чешуи тоже ланцетные, 3—4.5 мм дл., с 3 хорошо развитыми, в нижней части волосистыми жилками, немного ниже очень коротко двураздельной верхушки с прямой остью 0.4—3 мм дл.

Собранный экземпляр хранится в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

В заключение приводим синонимику этого вида, описанного из Южной Америки («Ex Amer, merid. Comm. D. Richard») без точного указания местонахождения. Он является типом рода.

Diplachne Beauv. 1812, Ess. Agrost.: 80

D. fascicularis (Lam.) Beauv. 1812, Ess. Agrost.: 81, 160, tab. 16, fig. 9. — *Festuca fascicularis* Lam. 1791, Tabl. Encycl. Méth. Bot. 1 : 189. — *Leptochloa fascicularis* (Lam.) A. Gray, 1848, Man.: 588; Chase, 1951, in Hitchc.: Man. Grass. Unit. Stat., ed. 2: 493, fig. 727.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Нечаева Т. И., Цвелев Н. Н. Новые для советского Дальнего Востока адвентивные виды растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1373—1375.

Цвелев Н. Н. О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 244—255.

Häfliger E., Scholz H. Grass Weeds. 2. Basel, 1981. 137 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 13 XII 1993

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.16 : 578.084.2
© 1994

Т. А. Работнов

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВОПРОСОВ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

T. A. RABOTNOV. EXPERIMENTAL STUDY OF SOME PROBLEMS OF PLANT SEED REPRODUCTION

Рассмотрены методы экспериментального изучения видового состава семян в почвах лесов, «эндозоохорного» подсева семян, определения регенерационной ситуации.

I. Изучение видового состава погребенных в почве семян в лесах

В. Г. Карпов (1969), проводя экспериментальное изучение ельника-черничника, обнаружил, что после снятия подстилки появляется большое количество всходов, которые, однако, быстро отмирают. Таким образом, было установлено, что непосредственно под опадогенным горизонтом в почве содержится много жизнеспособных семян (насыщенный семенами подопадогенный горизонт). Очевидно, что семена растений травяной стадии (вырубки, гари), которые в свое время опали на поверхность почвы, были перекрыты опадом, превратившимся в опадогенный горизонт, что обеспечило сохранение их жизнедеятельности длительное время. Когда же Карпов одновременно со снятием опадогенного горизонта провел траншейную обрубку корней деревьев, многие всходы прижились, превратились во взрослые растения, сформировали растительную группировку, состоящую из *Carex brunescens, Agrostis tenuis, Deshampsia caespitosa*, т. е. из растений, типичных для вырубок.

Исходя из результатов этого опыта предлагается следующий метод изучения видового состава семян, содержащихся в почвах лесных сообществ. В типичных местах между стволами деревьев закладываются трансекты шириной в 1 м и длиной желательно не менее 10 м. Трансекты могут быть не прямыми, а изгибающимися под углом, чтобы на пути не встречались стволы деревьев. Ширина 1 м удобна тем, что в этом случае можно проводить наблюдения с обеих сторон. Трансекты разбиваются на квадраты площадью в 1 м^2. Необходимо учесть исходное состояние, провести хотя бы схематическое картирование, отметив заросли отдельных видов, в том числе мхов, неровности в микрорельефе. Затем производится снятие опадогенного горизонта вместе с укоренившимися в нем растениями, отмечается его мощность. После этого проводится подрубка корней деревьев по периферии трансекты. Вместо траншейной обрубки корней ввиду ее трудоемкости можно ограничиться подрезкой корней лопатой или иным путем на глубину 30—40 см, повторяя эту подрезку ежегодно, лучше двукратно. В дальнейшем проводятся учет всходов по квадратам, наблюдения над появлением всходов и их судьбой (длительность наблюдений определяется возможностью выполнения). Завершающий учет следует сделать в то время, когда всходы превратятся во взрослые растения, с количественным учетом участия отдельных видов (подсчет особей или побегов, проективного покрытия и др.). В этом опыте не учитываются семена, содержащиеся в опадогенном и подопадогенном горизонтах, но в силу большой площади учета более точно выявляются видовой состав погребенных семян и особенности их пространственного распределения, дается представление о составе травяного сообщества в начальной фазе демутации.

Особенно ценные данные можно получить, проводя такие исследования в фитоценозах, характеризующих различные стадии сукцессии, например в случаях трехстадийной сукцессии елового леса (травяная стадия, березняк, еловый лес), в ранней стадии березового леса, в поздней стадии березового леса, когда еловый подрост уже хорошо развит, в стадии елового леса. При таком исследовании можно получить данные о длительности сохранения жизнеспособными семян различных видов.

II. Проведение опытов с «эндозоохорным» подсевом

Диаспоры многих видов растений не имеют приспособлений для переноса на значительные расстояния, они опадают вблизи материнских растений. Тем не менее диаспоры таких растений перемещаются в другие фитоценозы, где данные виды отсутствуют, дают всходы, которые приживаются; происходит внедрение этих видов в новые для них фитоценозы. Нет сомнения в том, что в таком перемещении видную роль играют как дикие животные, так и домашний скот. Перемещение диаспор растений животными происходит как эпизоохорно (главным образом в результате «прилипания» диаспор к конечностям животных), так и эндозоохорно. Для успеха приживания всходов эндозоохория имеет явные преимущества перед эпизоохорией главным образом из-за одновременного поступления элементов минерального питания, содержащихся в экскрементах животных. Имеются данные (правда, скудные) о содержании диаспор растений в экскрементах диких животных.

Высказаны соображения о том, что семенное размножение некоторых видов растений возможно лишь при прохождении семян через пищеварительный тракт определенного вида животных и что исключение таких животных из состава местной фауны сопровождается прекращением семенного размножения данного вида растений. Представляется перспективным проведение опытов с эндозоохорами, т. е. с подсевом семян, включенных в экскременты животных. Было бы интересно провести опыты с экскрементами таких диких животных, как зайцы, косули, олени, лоси, кабаны. Поскольку сбор экскрементов некоторых видов животных (зайцев, косуль) затруднителен, экскременты таких животных могут быть заменены экскрементами кроликов, коз, овец. Более доступны опыты с экскрементами домашних животных (особенно коз и овец). В этом случае к массе экскрементов добавляются семена изучаемого растения, все тщательно перемешивается, затем изготавливаются гранулы экскрементов, напоминающие по форме и размерам экскременты определенного вида животных. Для облегчения последующих наблюдений гранулы размещаются в точно фиксируемых местах в пределах учетных площадок (трансект, квадратов). Дальнейшее упрощение метода состоит в проведении гнездового посева с прикрытием «гнезд семян» гранулами экскрементов. Контролем будет служить подсев семян тех же видов без использования экскрементов. При проведении наблюдений над появлением всходов и их приживанием целесообразен учет влияния на этот процесс соседних растений.

III. Опыты для выяснения условий возникновения регенерационных ситуаций растений

В природных фитоценозах, там, где происходит обсеменение растений семенами, семена, осыпающиеся на поверхность почвы, массово прорастают и дают всходы, способные приживаться; лишь в некоторые годы, когда создаются для этого благоприятные условия, возникает регенерационная ситуация. Для изучения условий возникновения регенерационных ситуаций целесообразно рассмотреть результаты опыта с подсевом семян ясменника (*Asperula odorata*); опыт был проведен в широколиственно-хвойном лесу в Подмосковье (Дылис, Носова, 1982).

Ясменник в изученном фитоценозе отсутствовал. Подсев его семян при ненарушенном состоянии фитоценоза дал отрицательные результаты. Подсев семян при исключении воздействия корней деревьев на отраншеенную площадку дал положительные результаты. Через некоторое время ясменник, прижившийся на отраншеенной площадке, распространился за ее пределы. Очевидно, что в какой-то год возникли благоприятные условия для приживания его всходов, возникла регенерационная ситуация.

Следовательно, причиной или одной из причин, мешающих внедрению новых растений в лесные фитоценозы, являются препятствия, создаваемые существующими растениями. В то же время в лесных фитоценозах иногда могут возникать условия для внедрения новых видов растений. Необходимы опыты для выяснения таких условий. Опыты могут быть проведены либо при ежегодном многолетнем повторении подсева в течение длительного периода, либо при подсеве на отраншеенных площадках с последующим наблюдением над прижившимися в пределах этих площадок растениями. Причинами возникновения новых видов могут быть как благоприятные экотопические (главным образом метеорологические), так и ценотические условия. Отраншеивание может быть заменено перекопкой почвы (лучше в виде трансект с последующим посевом на них семян изучаемых растений). При проведении опытов на трансектах охватывается более широкий диапазон почвенных, растительных и микроклиматических условий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дылис Н. В., Носова Л. М. Особенности распространения ясменника в лесах Подмосковья // Комплексные биоценологические исследования в лесах Подмосковья. М., 1982. С. 69—78.

Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 336 с.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Получено 13 VII 1993

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582

© 1994

«Rheedea» — новый журнал по таксономической ботанике

M. G. PIMENOV. «RHEEDEA», A NEW MAGAZINE FOR TAXONOMIC BOTANY

С 1991 г. Индийская ассоциация таксономии покрытосеменных (IAAT — Indian Association for Angiosperm Taxonomy) начала издавать новый таксономический журнал «Rheedea». Журнал назван именем известного голландского ботаника XVIII в. H. A. van Rheede (1636—1691) — автора монументального 12-томного издания «Hortus Malabaricus», содержащего описания и рисунки более 900 растений Индии. Главный редактор нового журнала — проф. K. S. Manilal (Department of Botany, University of Calicut, Calicut 673735, Kerala, India). Журнал будет выходить 2 раза в год, в нем будут публиковаться оригинальные статьи членов IAAT по всем аспектам систематики покрытосеменных.

В настоящее время вышли в свет (по крайней мере известно мне) два номера (один из них — за 1991 г. — сдвоенный). Авторы статей, помещенных в этих номерах, — не только индийские ботаники (их, естественно, большинство), но и систематики из Великобритании (B. L. Burtt), Швеции (M. Liden), Китая (Hsu Ping-Sheng), Нидерландов (J. J. Vermeulen, P. C. van Welzen, A. D. J. Meeuse).

Опубликованы статьи по систематике *Torenia* (*Scrophulariaceae*), *Potentilla* (*Rosaceae*), *Vernonia* (*Asteraceae*), *Corydalis* (*Fumariaceae*), *Mallotus* (*Euphorbiaceae*), *Justicia* (*Acanthaceae*), *Bulbophyllum* (*Orchidaceae*), *Tephrosia*, *Aganope*, *Acacia* (*Fabaceae*), *Gongrospermum* (*Sapindaceae*), *Hedyotus* (*Rubiaceae*), *Alpinia* (*Zingiberaceae*), *Piper* (*Piperaceae*), *Leea* (*Leeaceae*), т. е. о разнообразных таксонах из многих семейств. В журнале появилось немало первоописанных видов таксонов, а также новых номенклатурных комбинаций, которые должны приниматься во внимание при ревизиях соответствующих таксонов и во флористических работах.

Другая группа работ носит более общий характер. Это статьи A. D. J. Meeuse («Антэкология, хорология, адаптивные признаки и таксономия») и P. K. K. Nair («Морфология пыльцы, таксономия растений и эволюция»). Две флористические статьи Hsu Ping-Sheng посвящены флоре Шанхая и новинкам флоры Юго-Восточного Китая. Несколько особняком стоит статья трех индийских авторов о растительности мангровых зарослей штата Орисса (Индия) и проблемах их охраны.

Создается впечатление, что «Rheedea» может стать журналом, специализирующимся на азиатской таксономической ботанике, и публиковать, в частности, сообщения о таксонах, распространенных в нескольких странах континента, но в силу известной разобщенности национальных исследователей трактуемых по-разному в региональных флорах и монографиях. Видимо, подобные работы российских систематиков высших растений тоже могут публиковаться в журнале «Rheedea».

М. Г. Пименов

Ботанический сад МГУ им. М. В. Ломоносова
Москва

Получено 1 IV 1993

УДК 091.941 : 002.01 : 582.29

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 3

T. Tønsberg. The sorediate and isidiate, corticolous, crustose lichens in Norway // Sommerfeltia. 1992. Vol. 14. 331 p. Price 330 NOK. (Т. Тонсберг. Соредиозные и изидиозные, эпифлеодные, накипные лишайники Норвегии //Sommerfeltia. 1992. Т. 14. 331 с.)

M. P. ZHURBENKO. *T. TØNSBERG.* THE SOREDIATE AND ISIDIATE, CORTICOLOUS, CRUSTOSE LICHENS IN NORWAY. 1992

Представляемая работа T. Tønsberg (T. T.), опубликованная в 14 томе «Sommerfeltia» — серии монографий, издаваемой Ботаническим садом и Музеем Университета Осло, посвящена соредиозным и изидиозным накипным лишайникам Норвегии, растущим на коре деревьев, кустарников и кустарничков. Защищенная автором в качестве диссертации доктора философии, она является впечатляющим итогом его 14-летних исследований важной и трудноидентифицируемой группы лишайников, а также одной из самых полных их региональных обработок, охватывающей 125 видов из 45 родов.

В аннотации к монографии приводится 19 видов лишайников, новых для науки: *Buellia arborea* Coppins et Tønsb., *Fuscidea arboricola* Coppins et Tønsb., *F. pusilla* Tønsb., *Lacanora flavoleprosa* Tønsb., *L. flavopunctata* Tønsb., *L. norvegica* Tønsb., *Lecidea gyrophorica* Tønsb., *L. praetermissa* Tønsb., *L. subcinnabarina* Tønsb., *L. vacciniicola* Tønsb., *Lecidella subviridis* Tønsb., *Lepraria elobata* Tønsb., *L. jackii* Tønsb., *L. obtusatica* Tønsb., *L. umbricola* Tønsb., *Micarea coppensii* Tønsb., *Schaereria corticola* Muhr et Tønsb. *Ochrolechia androgyna* s. lat., по результатам исследования, состоит по крайней мере из 4 самостоятельных видов.

Приводятся новые комбинации: *Cliostomum leprosum* (Räsänen) Holien et Tønsb., *Lepraria rigidula* (B. de Lesd.) Tønsb., *Mycoblastus caesius* (Coppins et P. James) Tønsb., *Placynthiella dasaea* (Stirton) Tønsb. и *Ropalospora viridis* (Tønsb). Tønsb.

Lecidea turgidula var. *pulveracea* Fr. выделена в отдельный вид — *Lecidea leprariodes* Tønsb. *Mycoblastus sterilis* Coppins et P. James переведен в синонимы *M. fucatus* Stirton.

Приводится также 14 видов, новых для Европы, Скандинавии или Норвегии.

Монография состоит из разделов: «Введение», «Материалы, методы и терминология», «Результаты и (их) обсуждение» и «Таксономия», в заключение приведены благодарности, список литературы и список названий таксонов.

Во «Введении» T. T. пишет, что лишайники, как известно, реализуют две основные стратегии размножения — половую и бесполую. При этом у тех, которые размножаются с помощью вегетативных диаспор, плодовые тела обычно или отсутствуют, или развиваются редко и часто остаются незрелыми. В то же время систематика лишайников основана в первую очередь на особенностях именно плодовых тел, и поэтому точная идентификация стерильных образцов лишайников часто вызывает затруднения. [Отражением этой ситуации можно считать тот факт, что даже обычные виды данной группы оказались весьма скудно представленными в сборах различных коллекторов норвежских (и не только норвежских, — *М. Ж.*) лишайников]. С учетом сказанного понятна значимость ключевого вывода автора о том, что почти все рассматриваемые им лишайники могут быть идентифицированы на основании признаков одного слоевища, морфологических и химических.

Как отмечает Т. Т., наши представления о богатстве этой группы накипных лишайников существенно изменились за последние десятилетия (в первую очередь благодаря внедрению хроматографических методов анализа их химических признаков). Если у O. Almborn (1952) она представлена в Южной Швеции 50 видами, у J. Laundon (1963) на Британских о-вах — 40, то у Т. Foucard (1990) в Швеции — 90 видами. 128 видами, приводимыми Т. Т. для Норвегии, далеко не исчерпывается, по его мнению, истинное видовое разнообразие этой группы.

Раздел «Материалы, методы и терминология» (с. 13—25) посвящен в основном методам исследования. Остановимся на некоторых моментах, существенных для понимания результатов.

Автором были обследованы все административные районы Норвегии. При этом приморские, низменные районы (флористически более богатые) были изучены тщательнее, чем внутренние, континентальные. Это обстоятельство необходимо учитывать при оценке полученных типов распределения лишайников. Бóльшая часть сборов сделана в местообитаниях, более или менее преображенных деятельностью человека; ненарушенные участки располагались в нескольких сохранившихся «девственных» лесах и в горных районах. Выбор конкретной точки сбора определялся достаточно субъективно, предпочтение отдавалось тому местообитанию, которое могло содержать какие-либо интересные виды или отличаться видовым богатством.

Набор форофитов состоит из 9 видов хвойных деревьев и кустарников, 23 видов лиственных деревьев и 18 видов лиственных и вечнозеленых кустарников и кустарничков. Химический анализ pH коры не проводился, ее трофность определялась косвенно, по характеру лишайниковой растительности: показатель евтрофности — обилие представителей родов *Candelaria, Phaeophyscia, Physcia, Physconia, Xanthoria.*

«Метод совместного произрастания» («mixed stands method») использовался при определении морфологических различий между некоторыми видами (особенно из рода *Lepraria*). При этом предполагалось, что если несколько морфологически различных экземпляров лишайников растут вместе на небольшом однородном участке коры, т. е. примерно в одинаковых условиях, то их с большой долей вероятности можно считать относящимися к разным видам. Вместе с тем автор подчеркивает, что к полученным с помощью этого метода выводам нужно подходить критически: совместно произрастающие лишайники должны быть в идеале одного возраста и т. п.

В лабораторных исследованиях использовались обычные методы микроскопирования, тесты на Р, К, С, КС и УФ. Практически все образцы были проанализированы с помощью тонкослойной хроматографии. Автор подробно описывает особенности проведенного им хроматографического анализа, использование, в частности, помимо трех основных систем растворителей (А, В, С), дополнительных (D, G, H, J, M), позволивших разделить ряд близких соединений.

В основу анализа типов распространения лишайников была положена одна из принятых схем фитогеографического деления Скандинавии.

Раздел «Результаты и (их) обсуждение» (с. 26—94) начинается с главы «Морфология». В ней подробно разбираются особенности строения и развития слоевища, подслоевища, соралей, соредий и изидий данной группы лишайников. Описываются особенности пигментации соредий. В тех случаях, когда наблюдалась существенная разница в пигментации соредий, расположенных на поверхности и внутри соралей, Т. Т. различает «наружные» и «внутренние» соредии. Коричневая или сине-зеленая окраска наблюдалась только у внешних соредий. Пигментация соредий являлась постоянным признаком у одних видов и случайным — у других.

Для обозначения более или менее компактных агрегаций соредий с отложениями кристаллов лишайниковых веществ Т. Т. вводит понятие консоредии (с. 34). Образование консоредий, возможно, является важным систематическим признаком. Здесь же рассматриваются вопросы онтогенеза соредий, в частности наблюдавшееся автором образование новых соредий путем деления зрелых, что, вероятно, является также способом образования консоредий.

В контексте данного исследования обсуждаются образования, переходные между настоящими соредиями и изидиями, а также «псевдоизидии», «изидиозные соредии» и «гониоцисты». Т. Т. описывает 6 известных типов изидий и изидиевидных структур: гомеомерные и гетеромерные изидии, бластидии, шизидии, тлазидии и фрагменты слоевища, развивающиеся из его бугорков.

В заключение автор отмечает, что бо́льшая часть таксонов обычно могла быть опознана на основании одних морфологических признаков, и приводит группы тех видов (общим числом 19), различие которых без учета химических признаков вызывало затруднения.

В двух следующих главах описываются химические соединения в данной группе лишайников: растворимые (с. 39—62) и не растворимые в ацетоне (с. 62—63). Т. Т. указывает, что бо́льшую часть рассматриваемых таксонов можно было идентифицировать только по набору лишайниковых веществ и только 5 из них не содержали лишайниковых кислот. Приводится перечень 121 основного соединения, имеющего диагностическое значение, включая 25 неидентифицированных веществ, для которых указаны основные хроматографические характеристики. В ряде случаев сопутствующие вещества оказались также очень полезными для идентификации видов. Показана локализация некоторых лишайниковых веществ в слоевище (в сердцевине, коровом слое, соралях). Автор рассматривает 9 групп биогенетически связанных соединений, или хемосиндромов, и 3 типа внутривидовых химических вариаций. В конце описывается 9 (химически не определенных) не растворимых в ацетоне пигментов, отмеченных в слоевище лишайников, расположенных в основном в клеточных стенках микобионта в подслоевище, коре или наружных соредиях.

В главе «Субстратная экология» дана подробная информация о распределении лишайников по типам местообитания, субстратам и видам форофитов. Т. Т. выделяет 3 основых типа местообитания: 1) более или менее вертикальные, открытые дождю стволы деревьев; 2) кустарники и подрост деревьев; 3) затененная, укрытая от дождя кора (например, под уступами скал). Различаются следующие типы субстрата: кора хвойных и лиственных пород; кора, бедная и богатая питательными веществами; мхи и лишайники, растущие на коре. Отдельно приводятся группы видов, характерные для гладкой, негладкой и гнилой коры, а также для условий хорошего освещения и затенения. В сводной табл. 6 (с. 64—67) указаны также основные типы субстрата (кора, древесина, камень, почва) для каждого вида лишайников в целом и распределение их по отношению к 26 видам основных форофитов. В заключение обсуждаются случаи смены лишайниками форофитов, субстратов и местообитаний в разных частях своего ареала.

В главе «Распространение» выделены 5 основных географических элементов рассматриваемой эпифлеодной флоры (западный, южный, юго-восточный, восточный и северный), а также группы повсеместных видов (в пределах ареалов форофитов) и видов, распространение которых пока недостаточно изучено. В пределах географического элемента выделяются более частные группы видов по характеру их распространения в Норвегии и Швеции. Так, например, южный элемент включает в себя «ярко выраженные южные виды», «южные виды», «слегка южные виды» и «широко распространенные виды с южной тенденцией».

Во введении главы «Стратегия размножения» Т. Т. пишет, что у лишайников присутствует, как правило, какой-то один способ размножения — с помощью аско- или базидиоспор или одного из типов вегетативных диаспор, как в данной группе. Это согласуется с представляемыми данными о пониженной фертильности исследованных образцов лишайников (9% видов всегда имели апотеции, у 38% они не наблюдались) и об отклонениях в развитии их апотециев, остававшихся часто с незрелыми сумками, и т. п. Различные аспекты вегетативного размножения обсуждаются автором на основе собственного материала.

В заключительной главе этого раздела затрагиваются таксономические проблемы, связанные с концепцией пар видов («species pair concept»), которые пришлось решать автору. Показав развитие данной концепции, начиная с основополагающих работ J. Poelt (1970, 1972), Т. Т. вводит важное уточнение в известный тезис Poelt о том, что первичный и вторичный виды являются химически идентичными. Это, безусловно, верно только в отношении их аналогичных несоредиозных частей, поскольку сорали вторичного вида могут содержать специфические химические соединения, отсутствующие в первичном несоредиозном виде.

Решая вопрос о таксономическом ранге тех или иных первичных и вторичных таксонов, автор предлагает руководствоваться следующими критериями: 1) географическим распространением и экологическими требованиями; 2) регулярностью образования соралей у вторичных таксонов; 3) наличием между ними переходных форм; 4) существованием у них мозаичных популяций. На этом основании он выделяет 10 пар таксонов: 6 — в ранге вида и 4 — в ранге «формы» (статус условный). Кроме этих форм, разбираются и другие, таксономически еще менее определенные случаи внутривидовой изменчивости у 11 видов лишайников.

Основной, таксономический, раздел монографии (с. 95—307) содержит ключ для определения таксонов, построенный на морфологических и химических признаках, всестороннее описание таксонов, расположенных в алфавитном порядке (отдельные виды снабжены черно-белыми фотографиями и картами распространения) и список видов, ошибочно приводимых ранее для Норвегии.

В заключение хочется высказать свое уважение д-ру Т. Tønsberg, имевшему смелость и терпение обработать такую сложную, нередко избегаемую лихенологами группу накипных лишайников и получившему такой достойный результат.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Almborn O. A key to the sterile corticolous crustaceous lichens occurring in South Sweden // Bot. Notiser. 1952. Vol. 105. P. 239—263.

Foucard T. Svensk skorplavsflora. Stockholm: Interpublishing, 1990. 306 p.

Laundon J. R. The taxonomy of the sterile crustaceous lichens in the British Isles // Lichenologist. 1963. Vol. 2. P. 101—151.

Poelt J. Das Konzept der Artenpaare bei den Flechten // Deutsch. Bot. Ges. Vorläge Ges. Bot. 1970. N 4. P. 187—198.

Poelt J. Die taxonomische Behandlung von Artenpaaren bei den Flechten // Bot. Notiser. 1972. Vol. 125. P. 77—81.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 IV 1993

ХРОНИКА

УДК 061.3(100)558 «1993»

© 1994

ВОПРОСЫ ГЕОБОТАНИКИ НА XV МЕЖДУНАРОДНОМ БОТАНИЧЕСКОМ КОНГРЕССЕ

V. I. VASILEVICH. PROBLEMS OF GEOBOTANY IN XV INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS

XV Международный ботанический конгресс проходил в Японии, в г. Иокогама, с 28 августа по 3 сентября 1993 г. В работе конгресса приняли участие более 3900 ботаников из 58 стран мира. Программа конгресса включала в себя 8 секций: 1) «Систематика и эволюция», 2) «Структура и ее динамика», 3) «Фитохимия и естественные продукты», 4) «Метаболизм и биоэнергетика», 5) «Развитие», 6) «Экологическая ботаника», 7) «Генетика», 8) «Биотехнология и продуктивность».

Наиболее близкой мне по интересам была секция экологической ботаники («Ecology and environmental botany»), которая включала в себя 8 подсекций: 1) «Физиологическая экология», 2) «Популяционная и эволюционная экология», 3) «Экология растительности», 4) «Тропические экосистемы», 5) «Глобальные изменения и тропические экосистемы», 6) «Охрана растений», 7) «Водная экология», 8) «Космическая экология». В рамках каждой подсекции было проведено несколько симпозиумов. Заседания секции проходили параллельно в двух аудиториях. Проблемы геоботаники на этой секции были представлены недостаточно полно. Не обсуждались вопросы классификации растительности, ее структуры, районирования и картирования.

Один из симпозиумов был посвящен естественным нарушениям и динамике лесов умеренной зоны. Проблема динамики лесов в окнах древостоя, образуемых в результате пожаров, ветровалов и буреломов, в настоящее время является одной из центральных в геоботанике. На симпозиуме были представлены доклады **C. Lorimer, L. Frelich, D. Sprugel** (США), **T. Nakashizuka, N. Kanzaki** (Япония). Доклады были сделаны на высоком уровне, но содержали в основном уже опубликованные данные.

На симпозиуме «Сосуществование видов растений и организация сообществ» (организаторы **P. Grubb, T. Koyama**) рассматривалась главным образом проблема дифференциации регенерационных ниш у растений. В докладах были приведены новые и интересные данные, способствующие углублению представлений о том, как может сосуществовать в одном сообществе большое число видов сходной экологии. Основные факторы, обеспечивающие сосуществование: временнáя и пространственная неоднородность среды, нарушения.

На нескольких симпозиумах обсуждались весьма актуальные в настоящее время проблемы изменений растительного покрова в результате антропогенных воздействий. Симпозиум «Влияние потепления климата на глобальное распределение растительности» (организаторы **H. Shugart, M. Kojima**) занимали в этом отношении центральное место. Изменения растительности вследствие глобального потепления климата еще недостаточно четко выражены во многих регионах. Оценки предстоящих изменений проводят с помощью различных математических моделей. Лишь на Аляске, где изменения климата должны быть более сильными, чем в низких широтах, изменения в распределении видов деревьев удается показать прямыми наблюдениями (**A. Jacoby**).

На симпозиуме «Влияние атмосферных загрязнений и кислых осадков на лесные экосистемы» (организаторы **R. Krause**, **H. Tsumuga**, **K. Totsuka**) были представлены разные точки зрения на экологическую значимость этих факторов. Одни докладчики отмечали повсеместную деградацию лесов, под воздействием атмосферных загрязнений (**H. Tesche** et al., **R. Ashmore**), другие считают, что эти факторы проявляются лишь локально, а увеличение содержания SO_2 в осадках компенсируется увеличением содержания нитратов и потеплением климата (**I. Abrahamson**). К этим симпозиумам близко примыкают по тематике симпозиумы «Роль наземных экосистем в глобальном цикле углерода» и «Механизмы гомеостаза в глобальных изменениях экосистем».

Несколько симпозиумов было посвящено тропическим лесам. На симпозиуме «Биоразнообразие и стабильность тропических лесов» обсуждались вопросы изменения видового богатства и видового разнообразия в связи с динамикой тропических лесов. Состоялся также симпозиум «Продуктивность и циклы минеральных элементов в тропических экосистемах».

На этой секции много внимания уделялось прикладным проблемам экологии и фитоценологии. Были организованы симпозиумы «Восстановительное лесоводство в аридных странах», «Механизмы поддержания тропических социоэкосистем», «Ландшафтная экология для постоянного землепользования».

Кроме того, было представлено около 400 стендовых докладов, тематика которых охватывала многие области экологии растений, фитоценологии и ботанической географии.

В. И. Василевич

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 I 1994

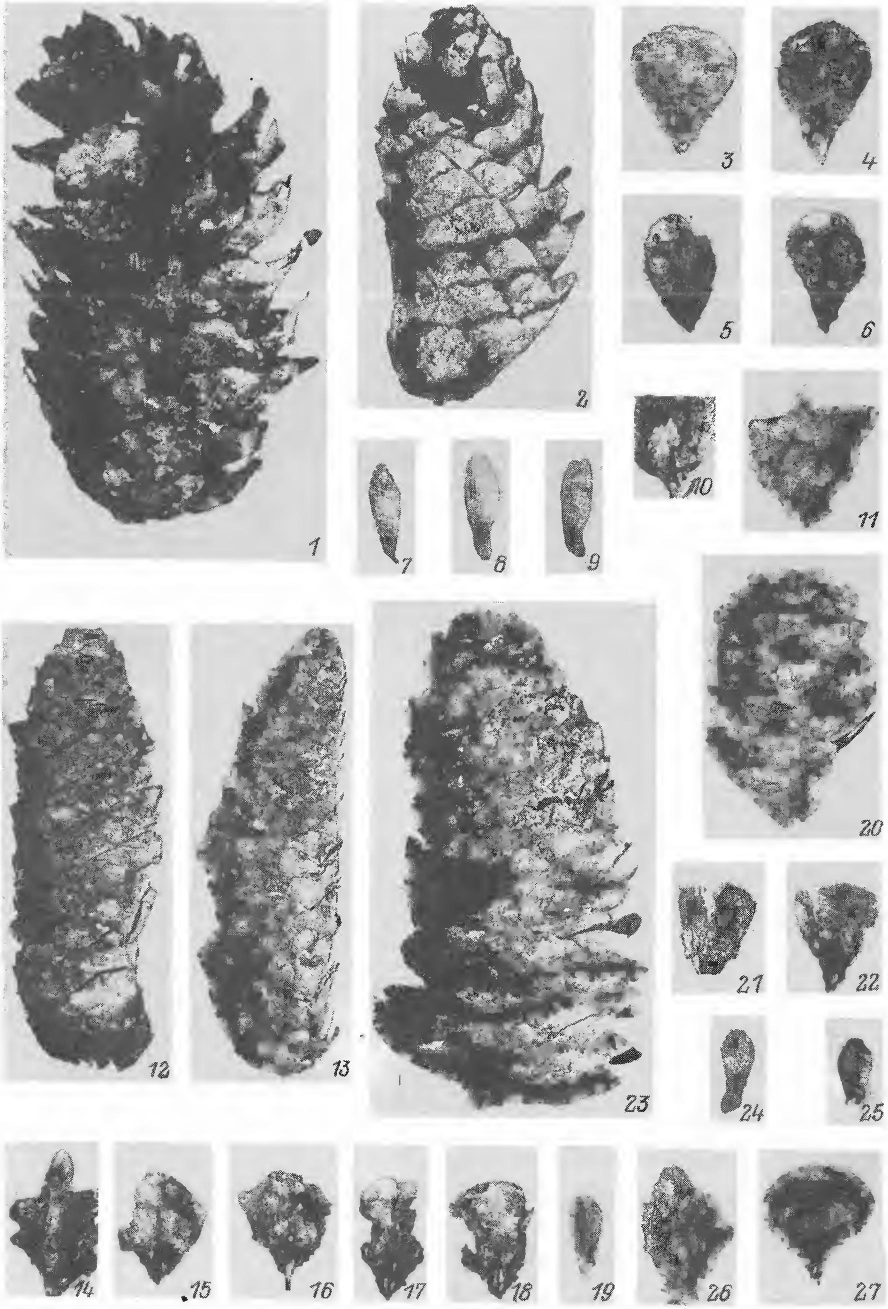


Таблица I. *Picea.*

1—11 — *Picea* sp. (*1, 2* — шишки, ×1; *3—6* — семенные чешуи, ×1; *7—9* — семена, ×1; *10, 11* — кроющие чешуи, ×3); *12—19* — *P. wollosowiczii* (*12, 13* — шишки, ×1; *14* — кроющая чешуя, ×3; *15—18* — семенные чешуи, ×1; *19* — семя, ×1); *20—22* — *P. obovata* (*20* — обломок шишки, ×1; *21, 22* — семенные чешуи, ×1); *23—27* — *P. anadyrensis* (*23* — шишка, ×1; *24, 25* — семена, ×1; *26* — кроющая чешуя, ×3; *27* — семенная чешуя, ×1). *1—27* — колл. 565, БИН (*1, 3—9, 11* — обр. 9; *2, 10* — обр. 10; *12, 14—19* — обр. 1; *13* — обр. 2; *20—22* — обр. 7; *23—27* — обр. 4).

К с. 4

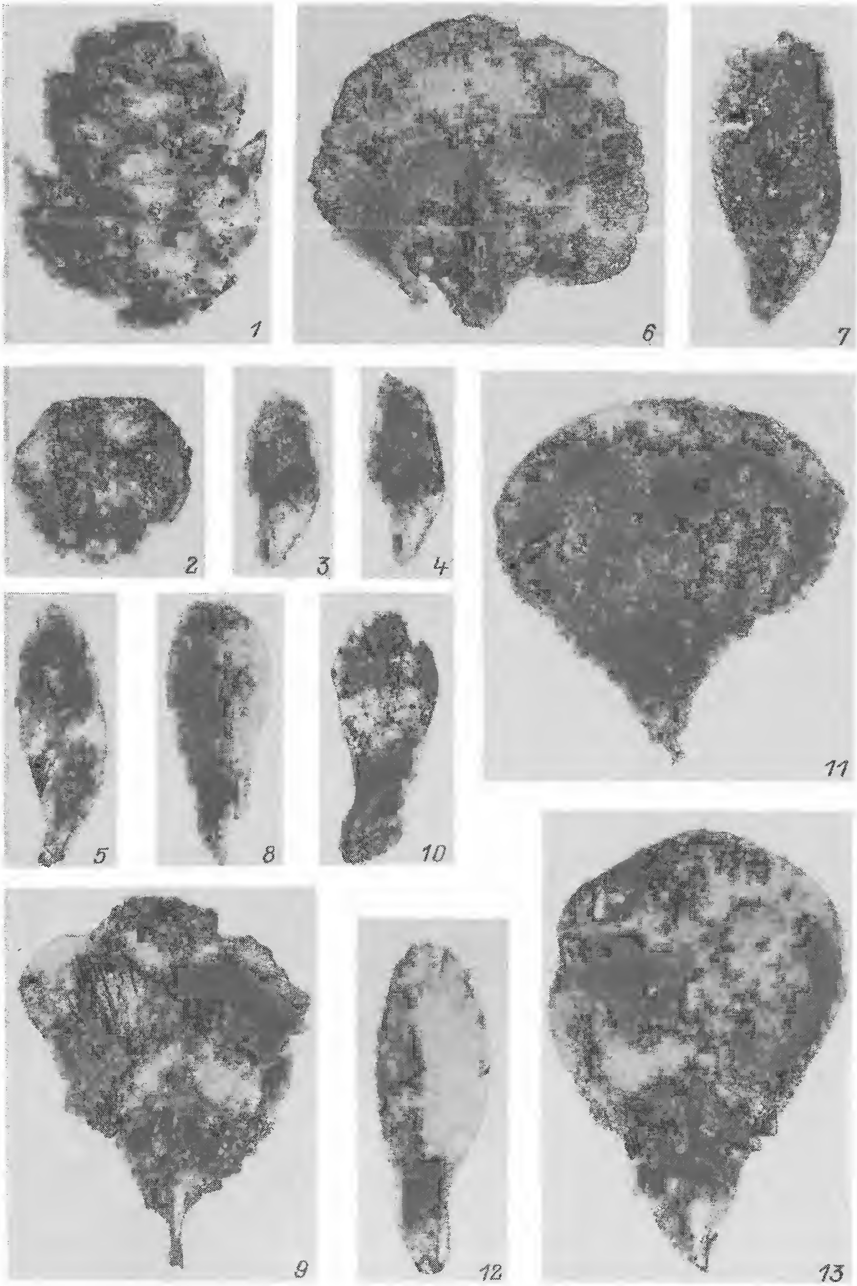


Таблица II. *Picea, Larix.*

1—5 — *Larix minuta* (*1* — шишка, ×3; *2* — семенная чешуя, ×4; *3—5* — семена, ×6); *6, 7* — *L. omoloica* (*6* — семенная чешуя, ×4; *7* — семя, ×6); *8, 9* — *Picea wollosowiczii* (*8* — семя, ×3; *9* — семенная чешуя, ×3); *10, 11* — *P. anadyrensis* (*10* — семя, ×3; *11* — семенная чешуя, ×3); *12, 13* — *Picea* sp. (*12* — семя, ×3; *13* — семенная чешуя, ×3).

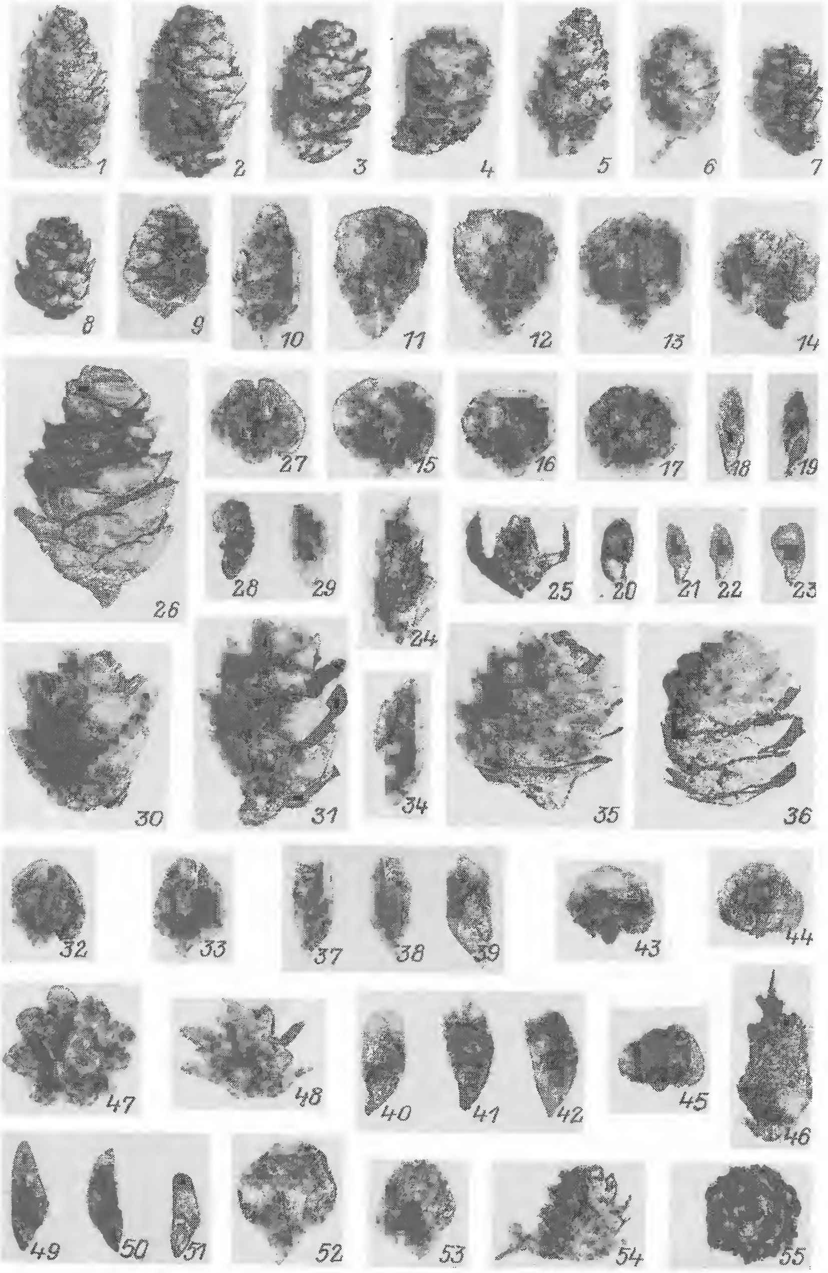


Таблица III. *Larix*.

1—25 — *L. minuta* (*1—10* — шишки, ×1; *11—17* — семенные чешуи, ×2; *18—23* — семена, ×2; *24, 25* — кроющие чешуи, ×2.5); *26—29* — *L. sibirica* (*26* — шишка, ×1; *27* — семенная чешуя, ×1; *28, 29* — семена, ×2); *30—34* — *L. gmelinii* (*30, 31* — шишки, ×1; *32, 33* — семенные чешуи, ×1; *34* — семя, ×2); *35—46* — *L. omoloica* (*35, 36* — шишки, ×1; *37—42* — семена, ×2; *43—45* — семенные чешуи, ×1; *46* — кроющая чешуя, ×2.5); *47—53* — *L.* cf. *cajanderi* (*47, 48* — шишки, ×1; *49—51* — семена, ×2; *52, 53* — семенные чешуи, ×2); *54, 55* — *L. gmelinii* f. *pumila*, шишки, ×1. *1—8, 11—25, 47—55* — колл. 567, БИН (*1, 23* — обр. 12; *2, 11, 18, 24* — обр. 3; *3, 12* — обр. 2; *4, 13, 20* — обр. 4; *5, 14* — обр. 10; *6, 15* — обр. 9; *7, 16, 25* — обр. 7; *8, 17, 21, 22* — обр. 11; *19* — обр. 13; *47—53* — обр. 43; *54, 55* — обр. 32); *9, 10* — колл. 562, обр. 1, 2, БИН; *26—46* — колл. 565, БИН (*26—29* — обр. 30; *30* — обр. 31; *31—34* — обр. 32; *35, 37—46* — обр. 27; *36* — обр. 29).

К ст. Л. Ю. Буданцева, Т. В. Гендельс, Л. И. Фотьяновой, с. 49

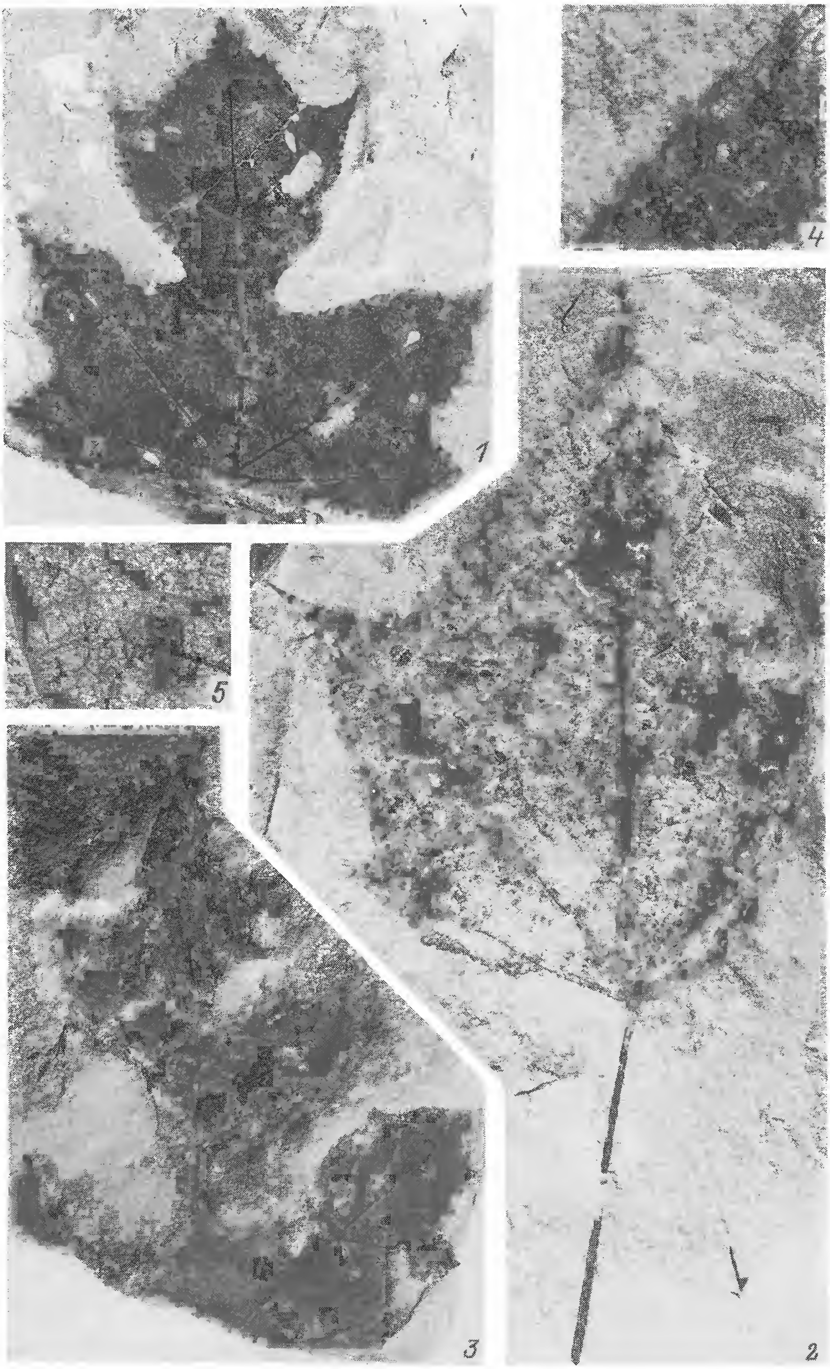


Таблица I. *Broussonetia kamtschatica.* Западная Камчатка, бухта Подкагерная. Колл. 960-23, БИН РАН.

Образцы: *1* — 2175, н. в.; *2* — 2125, н. в.; *3* — 2357, н. в. *4* — деталь края листа, ×3; *5* — деталь жилкования, ×3.

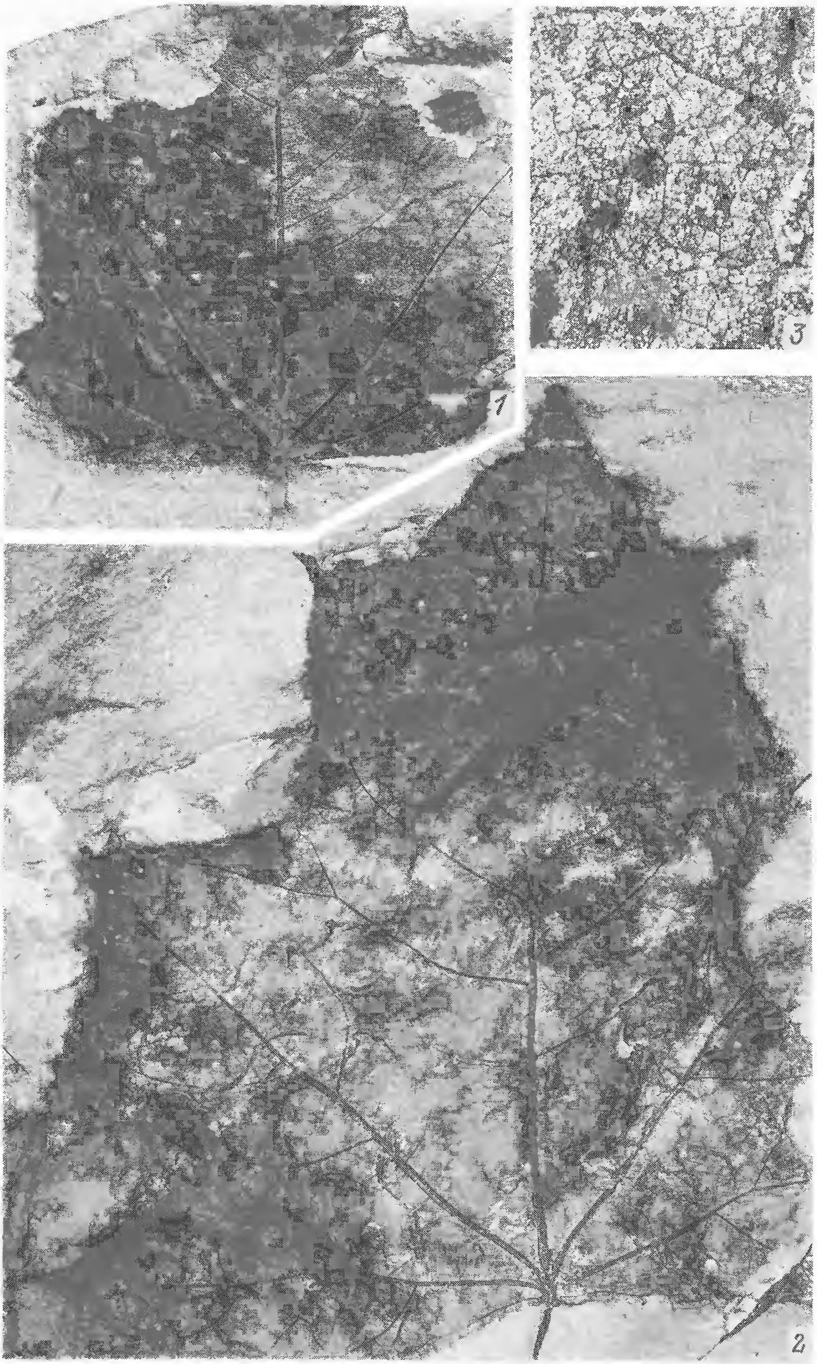


Таблица II. *Broussonetia kamtschatica*. Западная Камчатка, бухта Подкагерная. Колл. 960-23, БИН РАН.

Образцы: *1* — 2131, н. в.; *2* — 2194, н. в.; *3* — деталь жилкования.

К ст. О. В. Яковлевой, с. 53

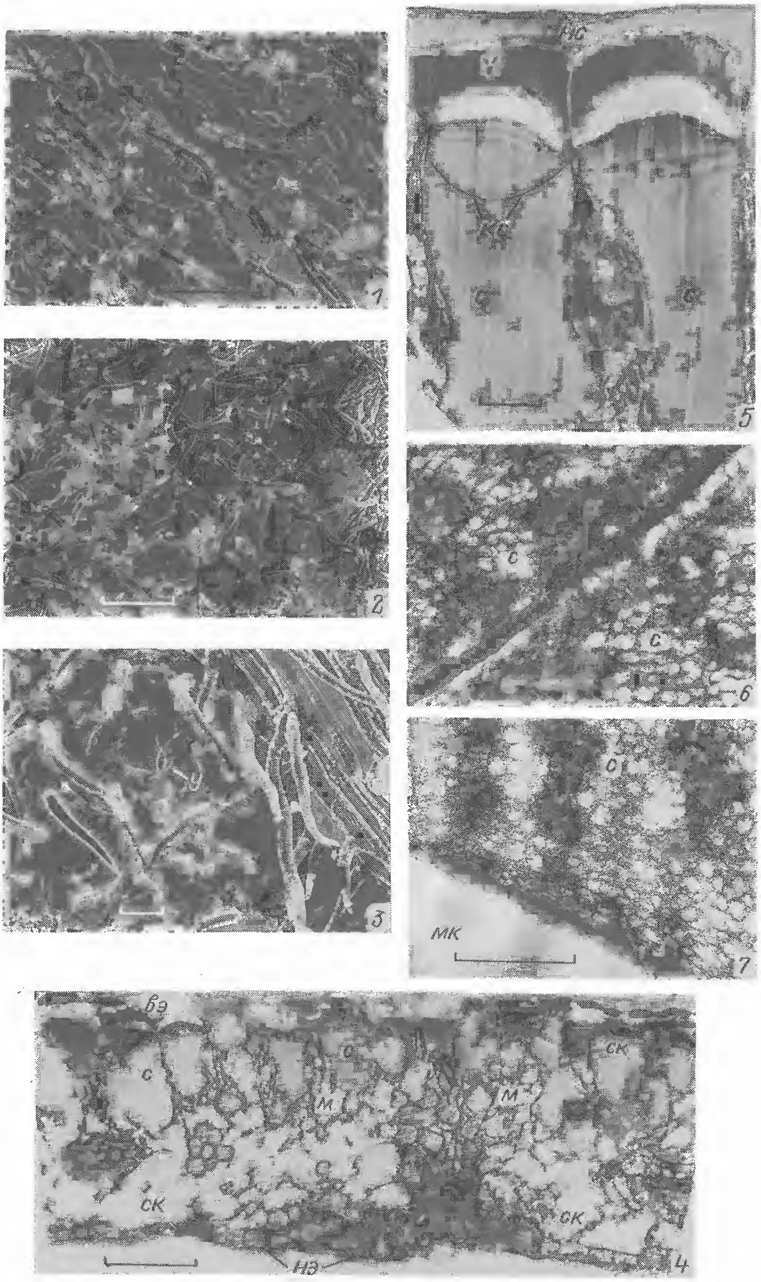


Таблица I. Строение поверхности и слизевых клеток эпидермы листа *Dirachma socotrana*.

1 — адаксиальная (верхняя) эпидерма с волосками; *2* — абаксиальная (нижняя) эпидерма с волосками и устьицами; *3* — то же при большем увеличении; *4* — поперечный срез листа; *5* — общий вид слизевых клеток в электронном микроскопе; *6* — клеточная стенка между 2 слоями слизи; *7* — край нижнего слоя слизи со стороны межклетника. *в* — вакуоль, *вэ* — верхняя эпидерма, *кс* — клеточная стенка, разделяющая 2 слоя слизи, *м* — мезофилл, *мк* — межклетник, *нс* — наружная клеточная стенка, *нэ* — нижняя эпидерма, *с* — слизь, *ск* — слизевая клетка, *у* — устьице. Масштабная линейка: *1, 2, 4* — 100; *3* — 30; *5* — 14; *6, 7* — 1 мкм.

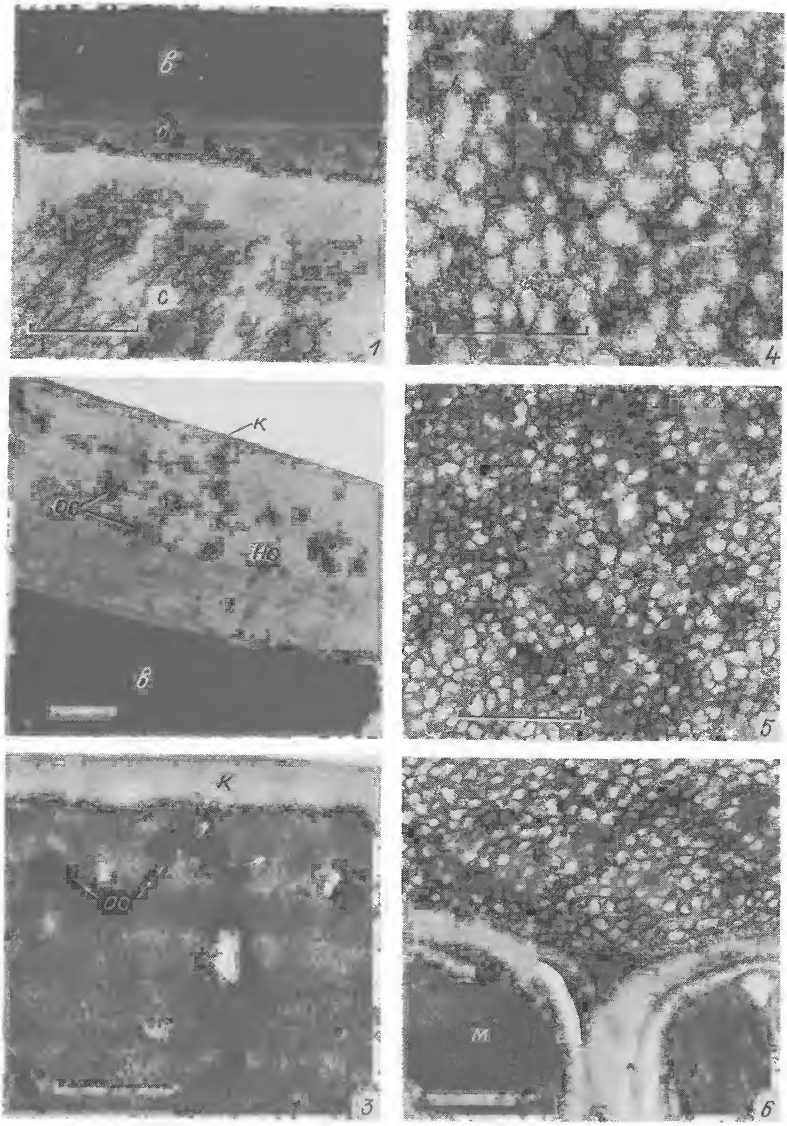


Таблица II. Фрагменты слизевых клеток *Dirachma* и других видов.

1 — дополнительная внутренняя клеточная стенка, отделяющая цитоплазму от слизи; *2* — наружная клеточная стенка; *3* — то же при большем увеличении; *4* — гранулярная структура слизи; *5* — слизь при небольшом увеличении микроскопа; *6* — фрагмент слизевой клетки *Theobroma cacao*. *дс* — дополнительная клеточная стенка, отделяющая цитоплазму от слизи, *к* — кутикула, *ос* — осмиофильные включения в клеточной стенке. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабная линейка: *1, 3, 5, 6* — 1; *2* — 2; *4* — 0.5 мкм.

К ст. Е. А. Шурухиной, с. 61

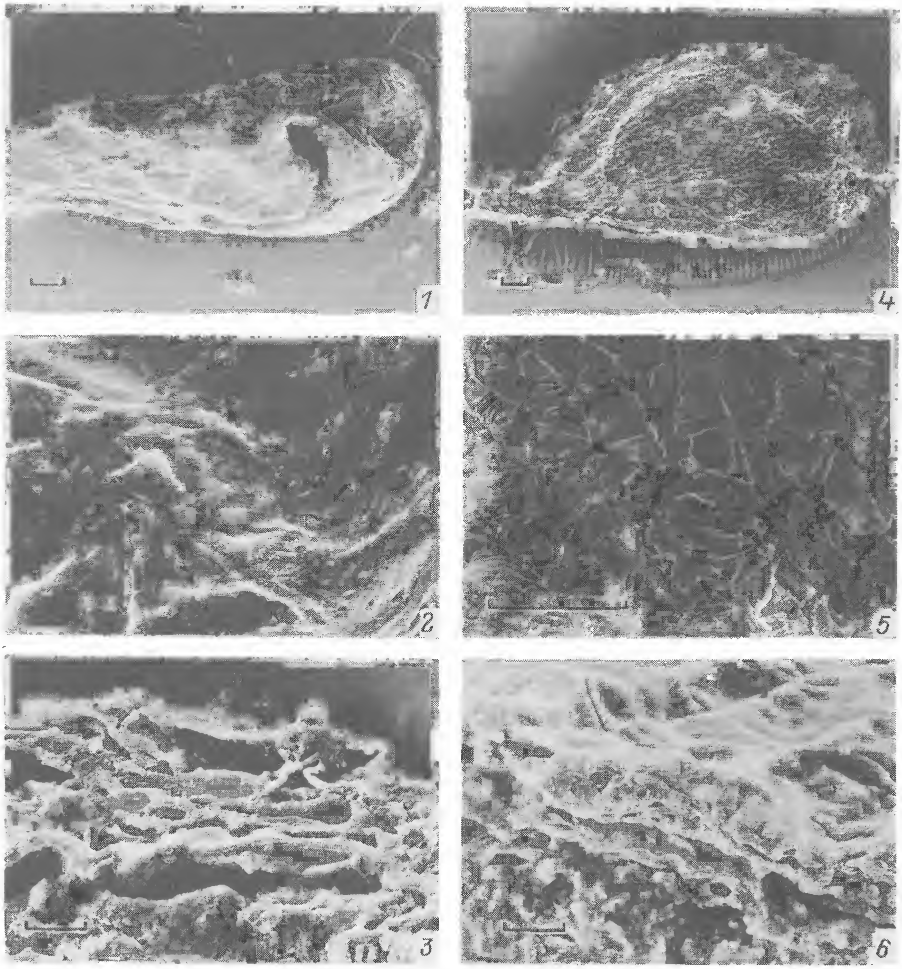


Таблица. Внешний вид и поверхность семени *Campynemataceae* (СЭМ).

1—3 — *Campynemanthe viridiflora* (*1* — внешний вид, *2* — поверхность, *3* — скол семенной кожуры); *4—6* — *Campynema lineare* (*4* — внешний вид, *5* — поверхность, *6* — скол семенной кожуры). Масштабная линейка: *1, 4, 5* — 100; *2, 3, 6* — 10 мкм.

CONTENTS

Page

Arbuzova O. N *Picea* and *Larix* (*Pinaceae*) in the Pliocene and Pleistocene floras of the Berelekh river region (Kolyma river basin) 1

Kamelina O. P. Embryology and systematic position of *Tetradiclis* (*Tetradiclidaceae*) . . 11

Lukina E. V. Some features of the flora of Nizhegorodsky region 28

Korolyeva-Zaslavskaya T. M. Flora of the Machvavaam river basin (Anyui highland, Western Chukotka) 33

COMMUNICATIONS 48

Budantsev L. Yu., Gendels T. V., Fotyanova L. I. *Broussonetia* (*Moraceae*) in the Upper Eocene deposits of Western Kamchatka 48

Yakovleva O. V. The ultrastructure of mucilage cells in the leaf epidermis of *Dirachma socotrana* (*Dirachmaceae*) 52

Shurukhina E. A. Anatomical structure and ultrasculpture of the seed in the *Campynemataceae* 58

Goroshkevich S. N. On the morphological structure and development of shoots in *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) 63

Vekhov N. V. The expansion of the ranges of water vascular plants in the taiga zone of Arkhangelsk region (Russia) as impacted by anthropogenic factors 72

Kalibernova N. M. Structure and dynamics of the vegetation cover of the Shamar meadow station (Mongolia) 81

Bobrovskaya N. I. On the differences in drought adaptation of the dominants of steppe and desert phytocoenoses of Mongolia 91

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 100

Novoselova M. S. A new hybrid of the genus *Eriophorum* (*Cyperaceae*) 100

Dorofeev V. I. The new data on *Brassicaceae* of the Caucasus 102

Menitsky Yu. L. The Synopsis of *Chenopodiaceae* of Caucasian flora 105

Tscherneva O .V. The Synopsis of *Jurinea* (*Asteraceae*) of Caucasian flora 114

Sennikov A. N. A new hybrid of the genus *Hieracium* s. str. (*Asteraceae*) 126

FLORISTIC FINDINGS 129

Konovalova G. V. The new species of dinoflagellates from the Avachinskaya inlet (Kamchatka) 129

Popov V. I., Tsvelev N. N. On a new for Russia adventive species *Diplachne fascicularis* (*Poaceae*) 133

METHODS IN BOTANICAL RESEARCH 135

Rabotnov T. A Experimental study of some problems of plant seed reproduction . . . 135

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 138

Pimenov M. G. «Rheedea», a new magazine for taxonomic botany 138

Zhurbenko M. P. *T. Tønsberg.* The sorediate and isidiate, corticolous, crustose lichens in Norway. 1992 139

CHRONICLE 143

Vasilevich I. V. Problems of geobotany in XV International Botanical Congress . . . 143

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Арбузова О. Н. *Picea* и *Larix* (*Pinaceae*) в плиоценовых и плейстоценовых флорах района реки Берелех (бассейн реки Колымы) 1
Камелина О. П. Эмбриология и систематическое положение рода *Tetradiclis* (*Tetradiclidaceae*) 11
Лукина Е. В. О некоторых особенностях флоры Нижегородской области 28
Королева-Заславская Т. М. Флора бассейна реки Мачвfamiliaам (Анюйское нагорье, Западная Чукотка) 33

СООБЩЕНИЯ 48

Буданцев Л. Ю., Гендельс Т. В., Фотьянова Л. И. *Broussonetia* (*Moraceae*) в верхнеэоценовых отложениях Западной Камчатки 48
Яковлева О. В. Ультраструктура слизевых клеток эпидермы листьев *Dirachma socotrana* (*Dirachmaceae*) 52
Шурухина Е. А. Анатомическое строение и ультраструктура семени *Campynemataceae* 58
Горошкевич С. Н. О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) 63
Вехов Н. В. Расширение ареалов водных сосудистых растений в связи с антропогенным воздействием в таежной зоне Архангельской области (Россия) 72
Калибернова Н. М. Структура и данимика растительного покрова лугового стационара Шамар (Монголия) 81
Бобровская Н. И. О различиях в приспособлении к засухе у доминантов степных и пустынных фитоценозов Монголии 91

СИТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 100

Новоселова М. С. Новый гибрид рода *Eriophorum* (*Cyperaceae*) 100
Дорофеев В. И. Новые данные о крестоцветных Кавказа 102
Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Chenopodiaceae* флоры Кавказа . . . 105
Чернева О. В. Обзор видов рода *Jurinea* (*Asteraceae*) флоры Кавказа 114
Сенников А. Н. Новый гибрид рода *Hieracium* s. str. (*Asteraceae*) 126

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 129

Коновалова Г. В. Виды динофитовых водорослей, новые для Авачинской губы (Камчатка) 129
Попов В. И., Цвелев Н. Н. О новом для России адвентивном злаке *Diplachne fascicularis* (*Poaceae*) 133

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 135

Работнов Т. А. Экспериментальное изучение некоторых вопросов семенного размножения растений 135

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 138

Пименов М. Г. «Rheedea» — новый журнал по таксономической ботанике 138
Журбенко М. П. *Т. Тонсберг.* Соредиозные и изидиозные, эпифлеодные, накипные лишайники Норвегии. 1992 139

ХРОНИКА 143

Василевич В. И. Вопросы геоботаники на XV Международном ботаническом конгрессе 143

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 5. 1—144